UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

THESE

presentée

pour obtenir

LE TITRE de DOCTEUR INGENIEUR

SPECIALITE: ECOLOGIE VEGETALE

par

Saad ALHAYANI

INFLUENCE DES RYTHMES D'IRRIGATION A DIFFERENTS NIVEAUX NUTRITIFS SUR LA CROISSANCE, LE DEVELOPPEMENT ET L'EQUILIBRE HYDRIQUE D'UNE PLANTE ANNUELLE, LE *Sinapis alba* L.

soutenue le 22 Nov. 1982 devant la Commission d'examen

MM. SAUGIER	Président
LEMEE	Rapporteur
VERNET	Examinateurs
JACQUES	Examinateurs
Mme. VARTANIAN	Examinateurs

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

THESE

presentée

pour obtenir

LE TITRE de DOCTEUR INGENIEUR

SPECIALITE: ECOLOGIE VEGETALE

par

Saad ALHAYANI

INFLUENCE DES RYTHMES D'IRRIGATION A DIFFERENTS NIVEAUX NUTRITIFS SUR LA CROISSANCE, LE DEVELOPPEMENT ET L'EQUILIBRE HYDRIQUE D'UNE PLANTE ANNUELLE, LE *Sinapis alba* L.

soutenue le 22 Nov. 1982 devant la Commission d'examen

MM. SAUGIER	Président
LEMEE	Rapporteur
VERNET	Examinateurs
JACQUES	Examinateurs
Mme. VARTANIAN	Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

To all my friends,

wherever they may now be,

each of whom I have a special place for.

But most of all

To my father and my wife, without whose support this thesis would not have been accomplished.

J'exprime à Monsieur le Professeur LEMEE tout mon respect et ma profonde gratitude pour avoir jugé ce travail et d'accepter d'en être le rapporteur.

Je suis très reconnaissant à Monsieur le Professeur SAUGIER d'avoir consacré du temps à discuter la réalisation de ce manuscript et d'y apporter des suggestions et des critiques dont j'ai pu tirer le plus grand profit. Je suis sensible à l'honneur qu'il me fait en présidant le jury de cette thèse.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur VERNET pour les discussions fructueuses et les suggestions utiles qu'il m'a données au cours de la rédaction de ce manuscript et pour la gentillesse dont il a fait preuve à mon égard.

Que Monsieur JACQUES, Directeur de Recherches du CNRS, trouve ici l'expression de toute ma reconnaissance et de ma très vive gratitude pour son accueil exceptionnel dans le laboratoire du Phytotron. Ses encouragements et son appui moral m'ont permis d'aboutir dans ce travail.

J'exprime à Madame VARTANIAN ma gratitude pour avoir supervisé cette étude. Je lui suis reconnaissant de la liberté et de la confiance qu'elle m'a toujours manifestées.

Mes très vifs remerciements s'adressent à Monsieur le Professeur DEBRAINE qui m'a chaleureusement accueilli au laboratoire d'Informatique de l'INSTN à Saclay. Je lui dois l'acquisition de ma connaissance en informatique.

J'adresse à Monsieur PELLOUX, chef du laboratoire de Chimie des Sols de l'ORESTOM et toute son équipe mes remerciements pour leur accueil, leur gentillesse et leur coopération pour le travail concernant l'analyse de conductivité du sol.

Mes vifs remerciements s'adressent à Messieurs CONREUR et AREAS pour les tirages photographiques. A Daniel MEUR, chef du service photographique du Phytotron, j'adresse plus particulièrement mes remerciements en soulignant les marques de sympathie qu'il m'a manifestées tout au long de ces années.

Quant à l'équipe du service de reprographie dirigée par Monsieur FLAMENT qu'elle trouve ici tous mes remerciements pour la qualité de la reproduction de ce travail.

Au Personnel du laboratoire d'Ecologie végétale, je présente mes sincères remerciements, surtout à Monsieur PONTAILLER et à Mademoiselle PELE ainsi que Madame LEGOFF pour leur gentillesse et leur sympathie.

A tous mes amis au Phytotron ou ailleurs je dois plus que mes remerciements, surtout pour ceux qui m'aident à traverser des moments particulièrement délicats dans le choix de ma vie. J'en suis toujours très touché... Je garderai certainement à travers ces rapports une image verte de l'amitié humaine la plus profonde.

Je ne saurais oublié les familles BLOCH, GOLDMAN, MARTIN et RICHARD pour tout l'intérêt qu'elles ont montré à mon égard et pour leur appui moral qui m'a aidé à mener ce travail à bien. Qu'elles en soient sincèrement remerciées.

A B S T R A C T

THE INFLUENCE OF IRRIGATION RHYTHMS AT DIFFERENT NUTRITIONAL LEVELS ON GROWTH, DEVELOPMENT AND WATER BALANCE OF AN ANNUAL PLANT, *Sinapis alba* L.

In this thesis, the response of *Sinapis alba* L. (Cruciferae) to various irrigation rhythms determined at different nutritional levels under controlled experimental conditions was studied.

At all nutritional levels, the plants displayed an adaptation that allowed them to survive water stress occurring between two consecutive irrigations. This was demonstrated by a rhythmic response of the plants (morphologically or in terms of water balance) determined by the different irrigation regimes.

In addition to that, the nutritional level compensated for water shortage. Plants frequently watered (every two days) but without any nutrients, had a slower growth (for example shoot biomass) than plants having received an important amount of nutrients but irrigated less frequently (every 8 days).

Key words : Cruciferae - irrigation rhythms - nutritional conditions - water stress.

ـ ملخـــــص ـ

عنـوان الاطـروحـــة :

تـأثير رى متكرر في ظروف غذائية مختلفـة على النمـو ، التطـور والتـوازن المـائي حـولـي هـو *Sinapis alba* L.

يعالج هذا البحث استجابـة نبات *Sinapis alba* من العائلة الصليبيـة Cruciferae الى فترات متكررة مختلفـة في ظروف غذائية متغايـرة وتحت ظروف مناخيـة مسيطر عليها (Phytotron) (تتضمن التجارب ٤ معاملات متكررة هـي كل ٢ ، ٤ ، ٨ ، ١٦ يوم ومعاملـة خامسـة بدون رى على الاطلاق اى في جفاف مستمـــر • هـذه المعاملات الخمس تتكرر في (٣) مستويـات غذائيـة جيد ، مسـتوى غذائي متـوسـط ، ومستـوى غذائي ضعيـف) •

في كل الظـروف المائيـة (معتدلـة او قاسيـة) يظهـر النبات نـوع مـن التكيـف يتيـح لـه ان يقـاوم الجفاف المتكرر والحاصل نتيجـة للفتـرة بيـن كل ريتيـن متتـاليتيـن هذه الظاهـرة تـم توضيحهـا من خلال استجابـة النباتات (مورفولوجيـة وعلاقـة مائيـة) لعمليـات الرى المتكـرر •

بالاضـافـة الى ذلك ، يمكـن الاستنتـاج من خلال هذا البحث ان العـوامل الغذائيـة الجيدة تعوض النقص المائي الحاصل في النبات : النباتات المرويـة بصورة متقـاربـة (كل يومـيـن) في مستوى غذائي ضعيف تظهر مستوى ادنى مـن النمـو (مثال الوزن الجـاف للجـزء الخضرى) من النباتات التي تنمـو في وسـط غذائي جيد ولكـن تـروى في فترات متباعدة (كل ثمانية ايام) •

TABLE DES MATIERES

page

Chapitre I -

INTRODUCTION, PRESENTATION ET REVUE BIBLIOGRAPHIQUE GENERALE

I - INTRODUCTION ET BUT DU TRAVAIL 1

A - INTRODUCTION 1

B - BUT DU TRAVAIL 3

II - MATERIEL ET METHODES 3

A - MATERIEL VEGETAL 3

B - SUBSTRAT 4

C - CONDITIONS EXPERIMENTALES 7

1. Rythmes d'irrigation 7
2. Nature d'irrigation 7
3. Conditions climatiques 7
4. Durée des experiences 8

D - METHODOLOGIE 8

1. Culture 8
2. Prélèvements 9
3. Paramètres 10
   a) Paramètres de morphologie et de croissance ... 10
   b) Paramètres hydriques 10
4. Analyses statistiques 11

III - ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE 12

A - IRRIGATION ET UTILISATION DE L'EAU 12

B - ADAPTATION ET RESISTANCE A LA SECHERESSE 17

C - ROLE DES ELEMENTS MINERAUX 20

D - PRECEDENTES ETUDES SUR LE *Sinapis alba* 24

page

Chapitre II -

EFFETS DES RYTHMES D'IRRIGATION A DIFFERENTS NIVEAUX DE NUTRITION MINERALE SUR LA MORPHOLOGIE ET LA CROISSANCE

I - BIBLIOGRAPHIE 26

II - EVOLUTION MORPHOLOGIGUE 31

a) PARTIES AERIENNES

1. Hauteur de la plante 31
2. Nombre de feuilles 32
3. Surface foliaire 33

b) PARTIES SOUTERRAINES

1. Rappel bibliographique 34
2. Longueur du pivot 37
3. Diamètre du pivot 37
4. Racines latérales 38
5. Racines courtes 38

CONCLUSIONS 39

III - CROISSANCE ET ANALYSE DE CROISSANCE 43

A - CROISSANCE 43

1. Poids frais - parties aériennes 43
2. Biomasse aérienne 45
3. Biomasse souterraine 47
4. Biomasse totale 48
5. Distribution de matière sèche entre des organes aériens et souterrains 49
6. Rapport A/S (parties aériennes,A /parties souterraines,S)
   a) Rappel bibliographique 50
   b) Résultats 51

CONCLUSIONS 52

B - ANALYSE DE CROISSANCE 55

1. Introduction et bibliographie 55
2. L A R 56
   R G R 57
   N A R 58

CONCLUSIONS 59

page

Chapitre III -

EVOLUTION HYDRIQUE DES PLANTES

1. TRANSPIRATION 61

a) Bibliogaphie 61
b) Transpiration par plante 64
c) Transpiration par unité de surface foliaire 65

2. EFFICIENCE TRANSPIRATOIRE 67

a) Bibliographie 67
b) Résultats 68

3. DEFICIT DE SATURATION HYDRIQUE 70

a) Bibliographie 70
b) Résultats 71

4. Potentiel hydrique 72

a) Bibliographie 72
b) Résultats 75

5. RELATION ENTRE LE POTENTIEL HYDRIQUE ET LE DEFICIT DE SATURATION HYDRIQUE 77

a) Bibliographie 77
b) Résultats 78

6. POTENTIEL OSMOTIQUE 79

a) Bibliographie 79
b) Résultats 82

CONCLUSIONS 84

Chapitre IV -

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES 88

LEGENDE

CHAPITRE I

INTRODUCTION, REPRESENTATION ET REVUE BIBLIOGRAPHIQUE GENERALE DES PROBLEMES

I - INTRODUCTION ET BUT DU TRAVAIL

A - INTRODUCTION

L'irrigation consiste à apporter artificiellement aux cultures l'eau nécessaire pour les mener à bien quand les précipitations atmosphériques sont insuffisantes ou trop mal réparties. Elle est, soit une impérieuse nécessité dans les régions où la pluviométrie est déficitaire (régions arides et semi-arides) au point qu'aucune culture intéressante ne peut être entreprise avec quelque chance de succès, soit un complément profitable grâce auquel sont augmentés les rendements de cultures traditionnelles ou permises de nouvelles cultures plus exigeantes en eau. Qu'elle donne l'assurance de hauts rendements culturaux, en toutes circonstances climatiques ou qu'elle permette une diversification des cultures et une orientation vers une économie agricole plus évoluée, l'irrigation est un puissant facteur de sécurité et de richesse.

La découverte de l'irrigation a permis d'améliorer de manière sensible les productions agricoles, surtout dans les régions de faibles précipitations. A noter que l'irrigation est pratiquée dès l'antiquité : en Chine, en Inde, en Mésopotamie (depuis plus de 6 000 ans).

Jadis, la plupart des terres étaient non cultivées, fertiles et la nappe phréatique n'avait aucune influence négative. En dépit d'un faible rendement dû à des moyens de cultures primitives, la population était beaucoup moins importante pour une superficie presque égale et l'eau n'était pas un facteur limitant comme elle l'est maintenant sur environ les deux tiers des continents de notre planète.

Dans presque tous les pays du monde, l'irrigation permet d'accroître la superficie totale des terres arables et procure ainsi un supplément de production alimentaire (on peut augmenter la production grâce à l'irrigation jusqu'à 6 fois pour les céreales et 4 à 5 fois pour les cultures racinaires ; NAHAL, 1980). L'irrigation est utilisée également pour faire face aux phénomènes climatiques imprévisibles dans les pays où les précipitations sont d'ordinaire régulièrement réparties (la sécheresse exceptionnelle de 1976 dans une partie de l'Europe) ou pour répondre à des conditions climatiques existantes (les zones arides et semi-arides).

Malgré des effets positifs évidents, l'irrigation présente également des effets secondaires négatifs difficilement réversibles comme l'engorgement en eau, l'accumulation de sels, le lessivage des terres et le dépôt de sédiments.

Du fait d'une mauvaise gestion hydrique, aggravée au cours de l'histoire, l'homme s'est habitué à utiliser l'eau de façon excessive ou peu rationnelle ; des millions d'hectares de terres arables sont devenus temporairement inexploitables pour toute production agricole. Selon la FAO et l'UNESCO (1973, 1975), plus de 50 % de la surface irriguée en Irak, 80 % au Pakistan, 30 % en Egypte, sont inutilisables à différents degrés.

L'irrigation ne devrait pas se contenter d'être seulement une recherche purement technique (fabrication et amélioration d'appareils avancés) mais devrait aussi devenir une science qui essaie de préciser les effets du facteur hydrique sur le développement et la croissance des plantes.

Bien que les techniques récentes se soient de plus en plus perfectionnées, peu de recherches ont porté sur les exigences écologiques du végétal lui-même et sur ses réactions aux différentes expérimentations. En particulier, on connaît très mal la réponse du végétal à des rythmes d'irrigation différents, à l'intensité de l'alimentation minérale et à leur interaction.

Dans le cadre de cette étude nous avons cherché à analyser d'une part, l'influence du rythme de l'irrigation et d'autre part, son interaction avec différents niveaux d'alimentation minérale sur une plante cultivée annuelle en conditions expérimentales contrôlées.

B - BUT DU TRAVAIL

Ce travail a commencé au début de l'année 1978 dans la serre du Laboratoire d'Ecologie Végétale de l'Université d'Orsay Paris-Sud dans des conditions climatiques qui pouvaient être considérées comme semi-naturelles (ALHAYANI, 1978). Le but de cette recherche était de mettre en évidence l'influence du rythme des irrigations sur la croissance et la morphologie des plantes, plus précisément la moutarde blanche (*Sinapis alba*). Les résultats obtenus nous ont conduit à développer ce travail dans des conditions expérimentales rigoureusement contrôlées (Microphytotron) afin d'éliminer toute intervention possible provenant des facteurs climatiques variés (température, humidité relative, photopériode) qui avaient joué un rôle non négligeable dans les expériences de 1978.

Nous avons procédé à deux types d'expérimentations : irrigation à différents rythmes et irrigation à différents niveaux d'alimentations minérales.

Notre objectif était d'étudier, d'une part, l'effet sur la plante de chaque type de traitement et, d'autre part, l'interférence de ces types de traitement. Les évolutions hydriques permettent de mieux comprendre la réponse des plantes aux différents traitements tout au long de leur vie microphytotronique afin d'analyser plus précisément les résultats.

Nous avons essayé de montrer l'importance du facteur hydrique dans des conditions presque comparables à ce qui se passe en conditions naturelles.

II - MATERIEL ET METHODES

A - MATERIEL VEGETAL

Nous avons décidé de choisir une plante représentative par son comportement hydrique, son développement et son évolution morphologique de la majorité des espèces mésophiles annuelles et cela pour des raisons particulières :

- 1° Des raisons physiologiques et agronomiques car la plupart des plantes, ayant un intérêt pratique important, sont des mésophytes.

- 2° Des raisons climatiques et géographiques comme l'irrégularité des précipitations et de la sécheresse plus ou moins sévère qui frappent tout spécialement les plantes annuelles.

- 3° Des raisons de périodicité car les plantes annuelles semées au début des saisons sèches sont celles qui devront traverser la période la plus critique d'alimentation hydrique.

Il nous est apparu que la moutarde blanche, *Sinapis alba*, pouvait satisfaire ces exigences en se présentant comme une plante "... tolérante pour l'eau, pouvant supporter une large gamme de variations dans les conditions hydriques de l'habitat..." (VARTANIAN, 1977). Par ailleurs, son système racinaire et son comportement écophysiologique ont été étudiés de façon précise par VARTANIAN (1967-1982).

Le *Sinapis alba* a une croissance très rapide quand les conditions climatiques sont favorables, ce qui permet son utilisation, notamment en Afrique du Nord, comme engrais vert entre deux cultures. Les semis se font généralement au printemps et parfois en été ou en automne, en lignes distantes de 40 à 50 cm. Le cycle de cette plante varie selon son utilisation : 4 semaines pour l'engrais vert, 8 à 10 semaines pour les graines. En outre, cette plante est bien représentative de la famille des Crucifères qui, avec plus de 172 genres et plus de 1 300 espèces, est répandue sur toute la surface de la Terre. De nombreuses espèces de cette famille, dont la moutarde blanche, sont des plantes de grande culture d'un intérêt pratique considérable (Le bon Jardinier, 1964 ; Dictionary of Gardening, 1965).

B - SUBSTRAT

De nombreux pays ont une grande partie de leur territoire recouvert de terrains sablonneux, tels que l'Egypte, l'Arabie Saoudite, la Lybie, le Soudan, les Emirates du Golfe, la Syrie et l'Irak.

De tels sols ont une capacité de rétention d'eau très faible. Lorsqu'on utilise des méthodes traditionnelles d'irrigation, l'efficience de l'eau se maintient à un niveau remarquablement bas.

De façon générale, l'amélioration d'une telle sorte de sol est très coûteuse. Il est donc important de trouver une culture adéquate et un système d'irrigation adapté.

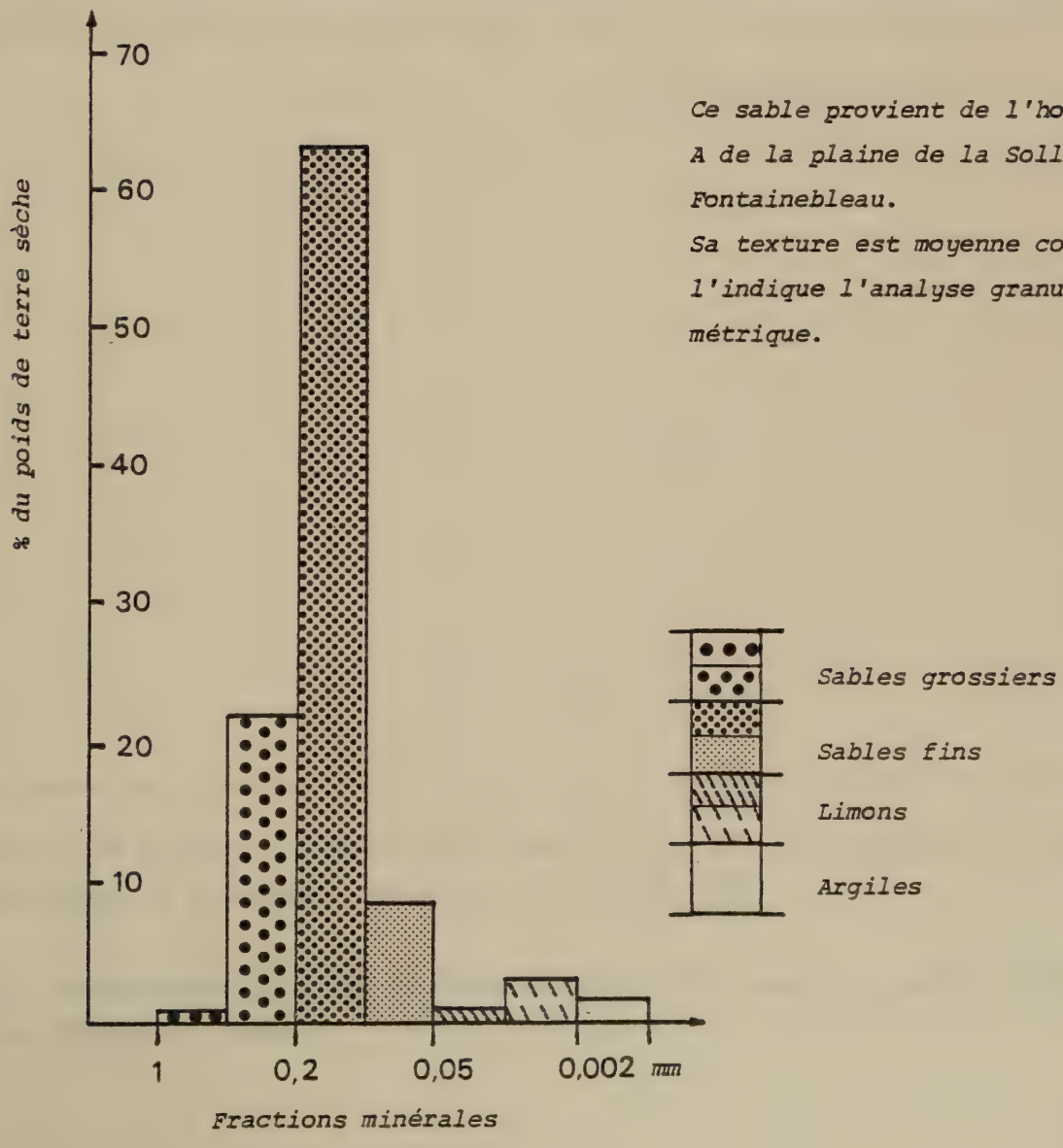
Toutes les expériences sont effectuées sur un sol sableux pour plusieurs raisons :

- 1° De nombreuses régions situées dans les zones arides et semi-arides du Monde ont des sols plus ou moins sableux.

- 2° L'utilisation d'un vrai sol permet des conditions plus proches d'une rhizosphère naturelle que les substrats artificiels tel la vermiculite.

- 3° Ce sable est très pauvre en élements nutritifs (voir tableau ci-après) ce qui permettra de souligner l'influence de la nutrition minérale.

- 4° Pour des raisons purement techniques, il y est facile de déterrer le système racinaire.



Ces caractéristiques physiques indiquent que sa réserve en eau utile est faible : environ 4 % d'humidité pondérale entre la capacité de rétention (5,7 %)[1] et le point de flétrissement permanent (1,7 %)[2].

L'analyse chimique ci-après indique que ce sable est pauvre en éléments nutritifs.

Tableau d'après LEGAY et GUITTET (communication personnelle)

Profondeur cm	*Carbone ‰ t.s.*	*N total ‰*	*K éch. meq/100 g*	*K acido-soluble meq/100 g*	*P acidosol mg/g*	*pH*
0-10	0,59	0,10	0,092	0,80	0,55	7,94
10-20	0,31	0,10	0,065	0,80	0,54	8,25

(moyennes de 4 prélèvements)

(1) *Nous avons évalué la capacité de rétention (H_c) par la technique de l'humidité équivalente à la capacité au champ* (BOUYOUCOS, 1929).

(2) *Nous avons mesuré le point de flétrissement (PFP) dans une presse à membrane* (type RICHARDS, 1949).

C - CONDITIONS EXPERIMENTALES

1. Rythmes d'Irrigation

Des traitements (I, II, III, IV) sont irrigués respectivement tous les 2, 4, 8 et 16 jours. Un traitement (V) ne reçoit aucun arrosage pendant toute la durée de l'expérience jusqu'à la mort des plantes.

2. Nature d'Irrigation

a) Solution nutritive[1] pendant toute la durée de l'expérience (SN).

b) Solution nutritive au départ (en réhumidifiant le sable sec à la capacité au champ avec la solution nutritive), puis les irrigations suivantes sont effectuées avec de l'eau distillée (SN/H_2O).

c) L'eau distillée pendant toute la durée de l'expérience (H_2O).

Dans le cas où les plantes ont été fréquemment irriguées avec la solution nutritive, on pouvait craindre une accumulation de certains ions susceptibles de provoquer des deséquilibres dans l'absorption. Des mesures de la conductivité du sol, réalisées au Laboratoire de Chimie des Sols de l'ORSTOM, ont montré que celle-ci était loin d'atteindre après 50 jours de culture, dans les différents traitements, une limite critique pour les plantes : la conductivité pour le traitement irrigué avec la solution nutritive tous les 2 jours était 0,49 millimhos cm^2 /cm et pour le traitement irrigué tous les 4 jours 0,46 millimhos cm^2 /cm. La limite critique est de 0,75 millimhos.

3. Conditions climatiques

Les expériences ont été réalisées en conditions contrôlées, au Phytotron de Gif-sur-Yvette, dans des enceintes climatisées (Microphytotrons).

---

(1) Composition de la Solution nutritive (SN) utilisée au Phytotron ; *en mg/l :* KNO_3 : 274 ; KH_2PO_4 : 137 ; $Mg\ SO_4, 7\ H_2O$: 274 ; $(NH_4)_2\ SO_4$: 137 ; $Ca(NO_3)_2, 4\ H_2O$: 1095 ; EDTA 2 NA, Fe : 41 ; K Cl : 2,74 ; H_3BO_3 : 3 ; $MnSO_4, H_2O$: 1,7 ; $ZnSO_4, 7\ H_2O$: 0,274 ; $(NH_4)_6Mo_7O_{24}, 4\ H_2O$: 0,274 ; $CuSO_4, 5\ H_2O$: 0,137 ; H_2SO_4 : 0,137 ml/1000 l.

Ces conditions sont les suivantes :

- Lumière : deux lampes à iodures métalliques (OSRAM HQI 400 W) fournissant le rayonnement global dont environ 30 % dans l'infrarouge :
  . 110 à 120 Wm^{-2} à 15 cm (hauteur des pots) du plancher,
  . 130 à 140 Wm^{-2} à 40-50 cm.
- Photopériode : 16 heures
- Température constante : 22° C
- Humidité relative atmosphérique : 40 %.

4. Durée des Expériences

La durée a varié entre 35 et 56 jours en fonction des objectifs poursuivis (morphologie, croissance, paramètres hydriques, etc...).

D - METHODOLOGIE

1. Culture

Des pots en plastique de 15 cm de hauteur et de 10 cm de côté ont été remplis d'un sol sableux (exactement 1,5 kg) provenant de la plaine de la Solle à Fontainebleau. Le sable, humidifié au départ à la capacité au champ, est régulièrement disposé dans les pots sans tassement particulier. La surface des pots est aussitôt recouverte d'un "parafilm" empêchant toute évaporation.

Après avoir sélectionné les graines ("Clause") selon leur taille et leur couleur pour éliminer au maximum toute variation pouvant ainsi intervenir, celles-ci sont placées sur un papier filtre, dans des boîtes de Pétri, couvertes de papier d'aluminium pendant 36 heures pour les faire germer. Ensuite les graines germées et homogènes sont repiquées (leur radicule atteint 6 à 8 mm de long) au centre des pots à travers une petite ouverture pratiquée dans le "parafilm".

Le taux moyen de transpiration est déterminé par la différence de poids entre deux pesées successives, compte tenu de la croissance des plantes qui est calculée à partir d'une détermination du poids frais de cinq plantes cultivées dans les mêmes conditions.

La valeur de chaque paramètre est obtenue par la moyenne de cinq individus.

2. Prélèvements

Des prélèvements (six), en vue d'étudier l'évolution morphologique et le développement de ces plantes, ont été faits au cours de l'expérience, selon l'intervention d'irrigation et aux âges indiqués sur le schéma ci-après. Lorsqu'un prélèvement se trouve le jour d'une irrigation, les plantes prélevées sont prises sans qu'elles soient irriguées.

âge plantes (jours) / *traitements*	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56
I	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
II		X		X		X		X		X		X		X		X		X		X		X		X	
III				X				X				X				X				X				X	
IV								X								X									
V	*sécheresse prolongée*																								
PRELEVEMENTS :									1°			2°				3°	4°			5°					6°

X = *jour d'irrigation*

Le tableau ci-après indique l'âge des plantes lors de l'apparition des boutons floraux et de la floraison, permettant ainsi de montrer leurs stades du développement.

BOUTONS FLORAUX

milieu traitem.	*SN*	*SN/H_2O*	*H_2O*
I	22	27	37
II	22	30	38
III	23	40	45
IV	26	44	--
V	--	--	--

FLORAISON

milieu traitem.	*SN*	*SN/H_2O*	*H_2O*
I	34	35	47
II	32	41	49
III	40	48	--
IV	--	--	--
V	--	--	--

3. Paramètres

a) Paramètres de morphologie et de croissance

- Parties aériennes : Hauteur de la plante et nombre de feuilles (prélevés tous les 2 jours) ; Poids frais - feuilles ; Poids frais - tige ; Poids sec - feuilles ; Poids sec - tige ; Surface foliaire[1].
- Parties souterraines : Longueur du pivot ; Diamètre du pivot[2] ; Nombre de racines latérales ; Nombre de racines courtes (prélevé tous les 2 jours sur les plantes de traitement V) ; Poids sec.

b) Paramètres hydriques

- Transpiration ; Déficit de saturation hydrique (D.H.) ; Potentiel hydrique (Ψ) ; Potentiel osmotique (Ψ_s).

- Les mesures du déficit hydrique ont été éffectuées sur les organes aériens selon le principe de STOCKER (1929) : l'organe aérien est aussitôt pesé (poids frais, PF), après avoir été coupé. Il est ensuite placé dans un dessiccateur rempli d'eau distillée à une température de 5° C. Ce dernier est entouré par un papier aluminium et remis dans la chambre froide à 5° C afin d'empêcher toute possibilité de croissance cellulaire éventuelle au cours de la saturation. Après 24 à 36 heures, l'organe aérien est rapidement pesé (poids saturé , PS) et placé ensuite dans une étuve à 105° C pour déterminer le poids sec (Ps). Le déficit de saturation hydrique est calculé d'après l'équation suivante :

$$D.H. = \frac{PS - PF}{PS - Ps} \times 100$$

- Pour le potentiel hydrique et sur la base des travaux de DIXON (1914), SCHOLANDER et al. (1964, 65, 66) ont développé la méthode de la "Chambre sous pression". Une plante, un rameau ou une feuille est placé dans une chambre d'acier tandis que la tige ou le pétiole est maintenu à l'extérieur à l'aide d'un bouchon étanche. Ensuite, la pression est augmentée progressivement à l'aide d'air comprimé ou d'azote. Le but consiste à déterminer à quelle pression la sève sort du xylème par une gouttelette observable avec une loupe ou un microscope binoculaire. La pression ainsi déterminée correspond à la tension existante dans la vascularisation lors du prélèvement de l'organe.

Lorsque la manipulation est longue, il est utile de couper une section très fine de la tige ou du pétiole afin d'éviter un possible assèchement des vaisseaux de xylème. En chambre sous pression au cours de la manipulation, il est très important d'empêcher la transpiration. Il faut donc soit humidifier

---

(1) Surface foliaire déterminée par une méthode photométrique.

(2) Diamètre du pivot mesuré au niveau du collet par une loupe binoculaire.

l'air ou l'azote envoyé dans la chambre, soit recouvrir l'intérieur de la chambre avec du papier filtre humidifié. En effet, la transpiration peut être à l'origine d'erreur considérable. D'après RICHTER, HALBWACHS et HOLZNER (1972), il est important d'augmenter la pression à une vitesse constante. Ils proposent 1 bar par seconde.

- La technique utilisée pour mesurer le potentiel osmotique a été le prélèvement total de la partie aérienne (tige et feuilles) ou de la partie souterraine. Plusieures plantes, environ 5 à 15, selon leur état hydrique, ont été nécessaires pour obtenir quelques gouttes de jus. Ces organes ont ensuite été traités à l'azote liquide (-197,7° C) et mis au congélateur à -15° C afin de tuer entièrement le cytoplasme des cellules et de fixer les tissus pour prévenir toute réaction qui romprait l'équilibre biochimique du suc. Si l'on pratique une extraction sur des tissus vivants, cela est le plus souvent voué à un échec. En effet, le cytoplasme des cellules tant qu'il est vivant, ne laisse passer que l'eau pure (il se comporte comme une membrane semi-perméable). Mettre les échantillons dans le congélateur nous permet de les conserver longtemps.

Pour extraire le jus cellulaire, les prélèvements sont ensuite mis sous presse à une température normale et le suc ainsi obtenu est mesuré grâce à un osmomètre à pression de vapeur (type 302B HEWLETT et PACKARD /USA) permettant d'évaluer la concentration osmotique du jus. Une goutte de l'échantillon à mesurer est placée sur la thermistance de l'osmomètre qui donne une lecture du voltage. Le voltage ainsi obtenu correspond aux valeurs se trouvant sur une courbe d'étalonnage de l'osmomètre (pour le même échantillon, il faut faire la mesure 2 à 3 fois, selon l'écart entre deux mesures de cet échantillon).

4. Analyses statistiques

Ainsi, avec ces données, dans le cadre de l'Institut National des Sciences et Techniques Nucléaires (INSTN) à Saclay et en utilisant le langage 'Basic' de l'informatique, nous avons établi trois programmes pour l'analyse statistique de nos résultats (mis sur l'ordinateur de type HEWLETT-PACKARD 9830 A) ; voir annexe I.

Les indices calculés sont :

- L'Ecart-type et la variance qui sont des indices permettant de connaître, à propos d'une distribution, dans quelles mesures les diverses valeurs de la variable sont groupées autour de la moyenne, c'est-à-dire de connaître la dispersion de ces valeurs.

- L'Intervalle de confiance qui a pour intérêt de fixer les limites à l'intérieur desquelles se situe les valeurs du paramètre étudié.

- L'Analyse de variance (Test Fisher) qui permet de savoir si les différences entre plusieurs traitements peuvent être raisonnablement attribuées à des simples fluctuations liées au hasard de l'échantillonnage, ou si au contraire, elles sont trop grandes pour qu'il en soit ainsi et traduisent nécessairement des divergences réelles significatives.

- Le "Least significant difference" (LSD) qui permet de déterminer (s'il y a plus de deux traitements) entre quels traitements se trouvent les différences significatives.

III - ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

A - IRRIGATION ET UTILISATION DE L'EAU

HALLAIRE (1960) a écrit "... Que l'eau soit un des facteurs essentiels de la production agricole, nul ne saurait en disconvenir. La moitié de l'humanité souffre de la faim, et cela plus particulièrement là où la plante a soif."

Toute forme de vie, y compris les plantes, dépend inévitablement de l'eau, aussi bien pour le fonctionnement que pour la survie. L'eau constitue souvent plus de 80 % du poids sec de la plante et ses rôles essentiels sont innombrables : hydratation des enzymes, ionisation des métabolites, stabilisation des biomembranes, transport des substances vers les racines et vers les extrémités des feuilles, refroidissement de la plante par la transpiration, etc... Si une plante manque d'eau, elle ne peut ni croître ni se développer sans provoquer des modifications de l'état énergétique de l'eau dans ses tissus et des modifications de sa morphologie.

VIEIRA DA SILVA (1980), parmi d'autres, considère que la productivité des communautés des plantes est fonction de l'eau disponible, mesurée soit par les précipitations, soit par l'évapotranspiration réelle.

Simultanément à l'augmentation de la demande, l'eau devient une denrée rare et chère. Maintenant plus que jamais, les risques de désertification

des terres cultivées rendent les zones arides et semi-arides encore plus vulnérables. La demande en eau par personne est actuellement, pour diverses raisons, supérieure à 7000 m^3/an, bien qu'il existe plusieurs possibilités d'accroître l'approvisionnement en eau et d'en diminuer la demande. Pour l'agriculture, le principal objectif reste d'augmenter l'efficience de l'eau utilisée par l'irrigation (SAFFAF, 1980).

Parmi les pratiques agricoles, l'irrigation est celle qui influence le plus grand nombre de facteurs déterminants de la croissance, notamment dans les régions arides et semi-arides. C'est ainsi qu'elle modifie une grande partie des facteurs pédologiques dont dépend la croissance des plantes et qu'elle exerce de nombreuses influences sur la plante elle-même comme, par exemple, la modification du système racinaire et l'équilibre croissance végétative - croissance reproductive notamment (HAGAN et VAADIA, 1961).

L'irrigation peut être définie comme étant l'apport complémentaire en eau que l'homme effectue par plusieurs moyens pour maintenir une teneur en eau de la zone non saturée du sol, surtout la zone de la racine, en une gamme d'humidité qui assure un rendement optimal de culture.

Le but essentiel de l'irrigation (et ceci dans quelque région que ce soit, aride, semi-aride, ou humide) est d'empêcher les cultures de souffrir de manque d'eau pendant leur croissance et de compenser les pertes d'eau dues à la transpiration. C'est ainsi que l'on peut pratiquer des cultures intensives dans des zones arides ou semi-arides.

En effet, dans le delta de la Rivière de Perles à Canton (Chine), on a créé un agroécosystème par irrigation, permettant ainsi une production nettement supérieure à celle obtenue en conditions naturelles (NAHAL, 1980).

Aujourd'hui, seulement 15 à 20 % des terres agricoles du monde sont soumises à l'irrigation et la production de ces terres fournit 30 à 40 % des productions agricoles mondiales.

La surface terrestre utilisable pour l'irrigation dans le monde est estimée à un milliard d'hectares dont 230 à 240 millions d'hectares sont d'ores et déjà irriguées. La moitié de cette dernière surface se trouve dans les pays en voie de développement.

D'ici à l'an 2000, il est prévu que la surface de terre irriguée augmente de 300 millions d'hectares. Il est, d'autre part, capital que la conduite des opérations en périmètres d'irrigation soit améliorée afin que ses conséquences néfastes soient supprimées ou tout au moins réduites (KOVDA, 1977).

Il y a beaucoup de discussions concernant la disponibilité de l'eau pour les plantes et le moment où l'irrigation doit intervenir. On parle de la gamme entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent (VEIHMEYER et HENDRICKSON, 1927). Par contre, RICHARDS et WADLEIGH (1952) signalent que l'eau est moins disponible lorsque la teneur en eau se situe au-dessous de la capacité au champ.

Visant aussi à déterminer les limites minimales de l'humidité du sol entre les irrigations, pour savoir à quel moment une nouvelle irrigation devient nécessaire, KHUDAIRI, WAHAB et THEWANI (1962) ont travaillé sur le haricot mungo, le sésame et le cotonnier, des plantes qui sont à culture estivale en Mésopotamie inférieure (en Irak). Ces auteurs ont constaté que le produit récoltable de la plante atteignait son maximum lorsque l'humidité du sol est entre 75 et 100 % de la capacité de rétention. Le degré d'humidité ne doit pas baisser à moins de 50 % pour que la culture soit rentable. La croissance et la production utile baissent, d'une façon importante, à 25 % et enfin à 12,5 %, point de flétrissement permanent, la croissance est réduite au minimum.

Selon STOCKER (1961), d'un point de vue pratique en agriculture, pour réussir à mettre au point une irrigation économique, il faudrait connaître, de façon très précise, les premiers effets de la sécheresse de même que leur influence sur la croissance des plantes. PETINOV (1954), cité par STOCKER, a proposé de remplacer les 'indices mécaniques' (tels que le flétrissement visible, etc...) jusqu'alors utilisé pour déterminer l'instant précis où l'irrigation devrait entrer en application par des 'indices physiologiques' (tels que l'augmentation de la force de succion, la concentration du suc cellulaire, la tendance des stomates à se fermer, etc...). PETINOV a, en effet, mis en évidence que ces phénomènes précèdent de 5 à 6 jours l'apparition des dommages visibles.

Une étude de la transpiration peut déterminer la quantité d'eau à apporter et le moment de l'irrigation car, selon DASBERG et BRESLER (1979) si la quantité d'eau apportée par le sol permet une transpiration normale de la plante, on obtient une croissance idéale. Pourtant, d'après VILLEMIN (1981), une réduction de l'ETR de 20 %, par rapport à sa valeur maximale, ne modifie pas le rendement d'une culture de canne à sucre. L'optimum peut ainsi se situer parfois en dessous de la teneur en eau maximale.

Le taux de transpiration est très nettement influencé par les conditions climatiques et la nature de la culture, de telle sorte qu'il est possible de connaître à l'avance le taux de croissance, en fonction de l'apport d'eau, pour une espèce donnée et dans un environnement préalablement défini.

Ainsi, il devrait être possible de déterminer, suivant les étapes de la vie d'une plante, la quantité minimale nécessaire afin de ne pas perturber sa croissance.

On sait que la ration nécessaire à une plante est fonction des conditions atmosphériques et de l'état physiologique de cette plante. Ceci permet de fixer un rythme d'irrigation qui peut être évalué et modifié en fonction de trois types de données.

Le premier type permet de savoir si l'eau du sol est disponible pour la plante et dans quelle proportion. En effet, c'est en premier lieu du potentiel en eau du sol (déterminé à partir des potentiels osmotique et matriciel) que dépend la facilité avec laquelle les racines absorbent l'eau. Un second type de mesure consiste à évaluer la quantité d'eau perdue par la plante par l'évapotranspiration. Elle dépend du vent, de la température, de l'humidité et surtout du rayonnement solaire. D'après DASBERG et BRESLER (1979), ce type de mesure a été récemment utilisé dans certaines serres ; l'irrigation y est déclenchée par un radiomètre placé sur le toit de la serre, muni d'un intégrateur électronique et adapté par ce procédé à l'intensité de la radiation solaire. Dans certaines régions des Pays Bas, notamment dans la région de Naaldwyck, et du Royaume-Uni où se pratique la culture en serre, les données sur les radiations sont émises par la radio ou transmises par téléphone, sur demande aux cultivateurs pour qu'ils puissent déterminer la durée de l'irrigation automatique. Mais peu de cultivateurs utilisent ce service, préférant prendre par eux-mêmes les décisions en fonction de leur expérience et leur intuition. Le troisième type est l'aspect même des plantes qui donne des indications importantes sur leur besoin en eau (utilisé depuis toujours car les agriculteurs et les horticulteurs savent interpréter les changements de couleur de l'apparence des feuilles et la turgescence).

MARANI et LEVI (1973), lors de leurs études sur la relation existante entre l'irrigation et la croissance végétative du cotonnier, ont montré que celle-ci aurait un effet immédiat sur la hauteur des plantes.

MAERTENS et CABELGUENNE (1971), PUECH (1972) et MAERTENS, BLANCHET et PUECH (1974) ont souligné que, dans les cultures irriguées, la consommation d'eau se faisait de façon préférentielle dans les zones de colonisation racinaire intense. Ce sont les couches les plus proches de la surface, les plus régulièrement réhumidifiées où l'eau a les plus faibles déplacements.

Un apport excessif d'eau n'aboutira qu'à un écoulement ou à un drainage au-dessous de la zone des racines. Il est donc inutile pour un réseau de racines superficiel de distribuer l'eau à de plus grandes profondeurs.

Jusqu'à présent l'eau utilisée pour l'irrigation ne l'a pas été de façon rationnelle avec une efficience adéquate comme l'a montré récemment une étude sur l'efficacité de l'irrigation dans les états de l'ouest des Etats Unis. Ceux-ci consomment beaucoup plus d'eau que nécessaire (DASBERG et BRESLER, 1979).

Actuellement, la quantité d'eau utilisée dans des régions moyennes est de 1340 mm avec un optimum de 750 mm. Dans les pays du golfe arabo-persique (le ETP est environ 3500 à 4000 mm), la quantité d'eau utilisée pourrait être réduite de moitié. Elle varie actuellement de 4000 à 9000 mm (moyenne de 6000 mm). Par contre, dans les pays où l'eau est utilisée d'une façon rationnelle, les cultures subissent des conditions atmosphériques et hydriques sévères (comme les pays du golfe) ; la demande actuelle est de 2000 à 2500 mm (JOHL, 1980).

Donc, dans les pays où l'eau est un facteur limitant, il serait essentiel qu'une bonne gestion hydrique, voire excellente, soit appliquée. Le tableau ci-après indique des résultats trouvés en Inde, en en soulignant l'importance.

CULTURE	*RENDEMENT maxi. tonne /ha.*	*RENDEMENT moyen tonne /ha.*
Riz	10,0	1,6
Maïs	11,0	1,2
Blé	7,2	1,2
Pomme de terre	41,1	8,0
Manioc	48,0	13,0
Ignames	19,0	5,8

Cette variation considérable du rendement provient, selon WHITE (1977), principalement d'une mauvaise utilisation de l'irrigation et d'une gestion hydrique erronée.

B - ADAPTATION ET RESISTANCE A LA SECHERESSE

KOVDA, ROZANOV et ONISHENKO (1977) ont divisé les régions de la planète en neuf catégories selon l'augmentation de la probabilité de la sécheresse et de la salinité due à l'irrigation :

1° Conditions humides permanentes	- sécheresse improbable	
2° Sécheresse très rare	- probabilité :	5 %
3° Sécheresse rare	- "	5 à 10 %
4° Sécheresse peu fréquente	- "	10 à 25 %
5° Sécheresse assez fréquente	- "	25 à 30 %
6° Sécheresse fréquente	- "	30 à 50 %
7° Sécheresse très fréquente	- "	50 à 75 %
8° Sécheresse quasiment permanente	- "	75 à 95 %
9° Sécheresse entièrement prédominante	- "	presque 100 %.

SINGH, ASPENALL et PALEY (1972) définissent la résistance à la sécheresse comme étant la capacité des plantes à obtenir et à retenir l'eau ainsi que les métabolites lorsque le potentiel hydrique des tissus baisse.

Une question importante, aussi bien sur le plan fondamental que sur le plan pratique, est de savoir, pourquoi les espèces et les variétés ont des capacités différentes à résister à la sécheresse.

Concernant la résistance à la sécheresse, les informations sont réduites. Au début du siècle, la structure de la feuille a retenu l'attention car on pensait que son épaisseur et la quantité de cutine (ces feuilles se trouvent chez des plantes des habitats secs) pourraient réduire leur perte d'eau. Cependant, MAXIMOV (1929) et d'autres auteurs ont prouvé que les xérophytes (provenant des habitats secs) transpiraient aussi rapidement que les plantes mésophytes lorsqu'elles étaient bien alimentées en eau. Aussi longtemps que la transpiration et l'absorption s'équilibrent, le bilan hydrique de la plante est favorable, mais dès l'instant où la perte d'eau excède l'absorption, le bilan est alors négatif.

Il est bien connu que les plantes disposent d'au moins trois moyens pour lutter contre la baisse de disponibilité en eau :

. réduire la perte d'eau,
. augmenter l'extraction de l'eau du sol,
. augmenter la capacité à tolérer un potentiel hydrique bas des tissus sans dégats.

Le moyen le plus efficace pour contrôler la transpiration est réduction de la surface transpiratoire ou l'augmentation de la résistance des feuilles (fermeture des stomates). Seule l'augmentation de la croissance racinaire permettra une augmentation de l'extraction d'eau du sol. Le principal moyen permettant la tolérance d'un potentiel hydrique bas est l'ajustement osmotique.

La morphologie de l'appareil souterrain joue un rôle important dans l'approvisionnement de l'eau. En effet, TINKLIN et WEATHERLEY (1966) ont remarqué que la résistance aux contraintes hydriques chez *Ricinus communis* semble être associée au système racinaire. HURD (1974) a aussi trouvé que la résistance à la sécheresse chez le blé est liée à un système racinaire étendu. HEINRICHS (1954), sur la luzerne, souligne l'importance des raines pour lutter contre lès dommages dus à la sécheresse.

La fertilisation permet de réduire les effet de la sécheresse en facilitant la croissance du système racinaire (BERINGER et TROLLDENIER, 1979).

TOLLENAAR (1930) a constaté que les espèces résistantes à la sécheresse avaient un système racinaire plus dense dans le sol comparé à celui des espèces sensibles. Une plante très résistante à la sécheresse dans son milieu naturel, l'*Artemisia herba-alba* (le potentiel hydrique minimum a été mesuré pour cette plante de -163 bars en désert du Negev par KAPPEN et al. (1972) devient très sensible lorsqu'elle est cultivée en pots car son système racinaire est très réduit (POURRAT et HUBAC, 1974).

Comparant les traitements préconditionnés et les traitements témoins en laboratoire chez le *Panicum maximum*, par rapport aux plantes cultivées en plein champ, LUDLOW et NG (1976) n'ont pas remarqué d'inhibition de la photosynthèse malgré un potentiel hydrique inférieur à celui des plantes cultivées en pots au laboratoire (ces dernières étant très touchées par la diminution du potentiel hydrique). Que les plantes soient cultivées en pots dans une serre ou à l'extérieur, qu'elles soient soumises à un cycle d'assèchement ou non, elles montrent une diminution de la photosynthèse par rapport aux plantes cultivées en plein champ. LUDLOW et NG attribuent cette différence de réponse au volume de la terre.

En vertu de leurs origines écologiques, il semble que la plupart des plantes disposent d'un minimum de capacité d'adaptation. Celle-ci est plus particulièrement élevée chez les plantes halophytes et xérophytes. Le facteur essentiel de cette acclimatation est certainement l'ajustement osmotique (OSMOND, BJOERKMAN et ANDERSON, 1980).

MAXIMOV avait déjà remarqué, dès 1929, que la résistance à la sécheresse était liée au potentiel osmotique. Si celui-ci est bas, le taux de transpiration est bas grâce à une fermeture des stomates (PUZZILLI, 1952 ; MATUSIEWICZ, 1956). Un potentiel osmotique bas est dû à un ajustement osmotique, lequel peut être considéré comme un indice de résistance à la sécheresse (ILJIN, 1957 ; WALTER et STADELMANN, 1974). HSIAO et al. (1976) affirment que les plantes dont le potentiel osmotique ne peut être diminué par un ajustement osmotique, sont celles qui résisteront le moins à la sécheresse. Dans la "vallée de la mort" en Californie, des mesures ayant été relevées en différentes saisons sur le *Larrea divaricata* et *Atriplex hymenelytra* ont souligné que, grâce à un ajustement osmotique, les plantes pourraient avoir une turgescence positive malgré un potentiel hydrique de -45 bars (BENNERT et MOONEY, 1979).

L'ajustement osmotique serait l'élément principal, permettant la poursuite de la photosynthèse des plantes par un ajustement de la relation hydrique des cellules. Il peut contrôler le flux de l'eau et cela permet ainsi aux cellules de conserver leur capacité de turgescence. OSMOND, BJOERKMAN et ANDERSON (1980) ont conclu que, si une plante possède une grande capacité d'osmorégulation, cela peut jouer un rôle clé dans son degré de résistance à la sécheresse.

Selon JONES, TURNER et OSMOND (1979), les plantes résistantes à la sécheresse disposent d'un degré remarquable de tolérance protoplasmique à un potentiel hydrique extrêmement bas. Mais, pendant un stress hydrique, ni les succulentes, ni les plantes résistantes ne sont capables d'une photosynthèse nette positive.

MOONEY, BJOERKMAN et COLLATZ (1977), en travaillant sur *Larrea divaricata*, ont trouvé une différence considérable de la sensibilité de photosynthèse au stress hydrique entre les plantes cultivées au laboratoire et celles dans leur habitat naturel, la"vallée de la mort".

SULLIVAN (1972) a effectué des travaux sur deux variétés de sorgho, l'une provenant des Etats Unis, l'autre de l'Inde, cultivées ensemble

(ceci afin d'obtenir la même disponibilité hydrique pour les racines). Ces plantes n'ont pas été arrosées jusqu'à ce que le potentiel hydrique atteigne -33 bars. Après la reprise de l'arrosage, toutes les plantes de la variété indienne ont repris leur croissance, alors qu'aucune plante de la variété américaine n'a survécu. BLUM et SULLIVAN (1972) ont ainsi conclu que les variétés de sorgho résistent différemment à la sécheresse.

CLEMENS et JONES (1978) ont montré sur l'*Acacia* et l'*Eucalyptus spp.*, cultivés en pots et soumis à un stress hydrique sévère à répétition que ces plantes accroissent leur résistance à la sécheresse et que leurs stomates se ferment avant la fanaison. Lorsque des plantes ont précédemment, au cours de leur développement, subi un stress hydrique, on remarque la poursuite de plusieurs processus métaboliques malgré un nouveau stress hydrique. Chez les plantes soumises à un tel traitement, il faut noter que la sensibilité des stomates est nettement diminuée lors d'un potentiel hydrique bas (LEWITT, 1972).

ABOU-HAIDAR, FERERES et HARRIS (1980) ont constaté que le *Cotoneaster salicifolius* résistait à la sécheresse en faisant tomber ses feuilles au cours du stress pour ensuite permettre la formation de petites feuilles nouvelles.

Seule une meilleure efficacité dans l'absorption de l'eau et son transport vers les feuilles semble être à l'origine d'une plus grande résistance à la sécheresse du sorgho et du coton, comparés à celle du maïs, plutôt qu'un ajustement de la conductance stomatique (ACKERSON et al., 1977).

C - ROLE DES ELEMENTS MINERAUX

La concentration des éléments dite 'critique' est la concentration minimale pour maintenir un minimum de croissance. On peut l'utiliser comme un indicateur de l'état nutritif de la plante. Selon BARBER (1979), les facteurs qui influencent la demande de nutrition sont les suivants :

- Les éléments minéraux : la demande de la plante pour différents éléments varie
- L'age de la racine.
- L'âge de la plante : Sur du maïs cultivé en milieu hydroponique, l'influx de nutrition diminue avec l'augmentation de l'âge.

- L'état nutritif de la plante.
- Les espèces : LONERAGAN et ASHER (1967), cité par BARBER, ont trouvé une différence de taux de croissance relative entre les espèces étudiées en rapport avec la concentration de phosphure.
- Les variétés : L'influx varie entre les variétés au sein de l'espèce même. Cela peut permettre aux chercheurs travaillant sur l'amélioration des plantes de développer les variétés qui sont les plus efficaces dans l'absorption des éléments.
- La température.
- La lumière : L'intensité lumineuse réduit la croissance racinaire plus que celle de la partie aérienne. Cela peut produire des plantes ayant une demande élevée de nutrition par unité de surface racinaire.
- La morphologie racinaire : Quand les plantes s'accroissent dans des conditions nutritives défavorables, leur réponse est d'augmenter la croissance racinaire. Des expériences ont montré que les racines du maïs ont une densité différente selon la concentration des éléments minéraux dans leur milieu. Dans une concentration élevée d'azote, la densité racinaire est de 66 cm /cm^2 et, en concentration faible, la densité est de 96 cm /cm^2. En conclusion, selon BARBER (1979), le maïs produit plus de racines en cas de déficience de N et P.

Les rôles des éléments minéraux, selon HELLER (1969 et 1977) :

- Azote N : Constituant principal des acides aminés, sa carence se traduit par une réduction de l'appareil végétatif accompagnée d'une chute prématurée des feuilles et par une chlorose faisant suite à l'arrêt de la synthèse de la chlorophylle. La floraison serait plutôt avancée, ceci due à une élévation du rapport C/N.

- Potassium K : C'est un élément d'une extrême importance, indispensable à tout végétal pour les divisions cellulaires. Il est important pour la création de la pression osmotique des cellules et donc de la turgescence vasculaire et de la régulation de l'ouverture stomatique. En outre, il diminue la transpiration et tend à empêcher le flétrissement de la plante en cas de sécheresse. Sa carence se manifeste par déformation foliaire, accompagnée de petites taches pâles sur le bord des feuilles.

- Phosphore P : Il intervient, d'une façon déterminante, dans la constitution de certains éléments structuraux essentiels à la vie cellulaire (phospholipides, acides nucléiques), dans les échanges d'énergie par les hauts potentiels que le phosphoryle confère à certaines molécules et dans de très nombreuses réactions métaboliques, qu'il ait augmenté la réactivité des substrats (oses-phosphates) ou contribué à donner aux coenzymes leur conformation réactionnelle. Sa carence se manifeste par une chlorose, limitée souvent à l'extrémité des feuilles qui jaunissent et se dessèchent, alors qu'au contraire la base est plutôt foncée ; un gaufrage peut apparaître ; la reproduction est compromise.

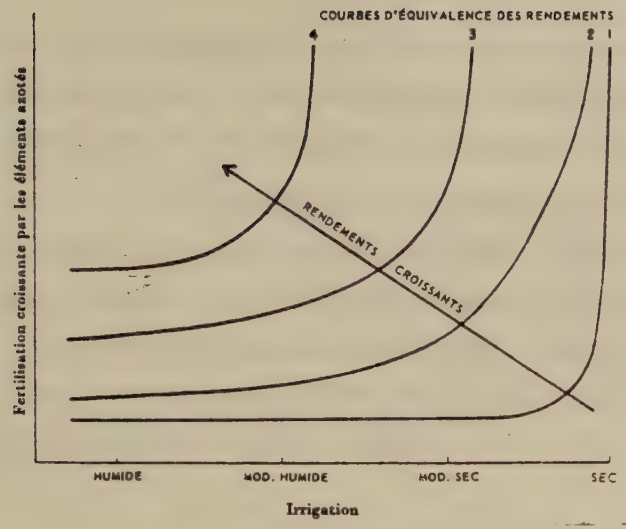
- Calcium Ca : La fixation du calcium sur les pôles lipidiques acides des phospholipides membranaires tend à rapprocher ces pôles les uns des autres et à leur donner plus de cohésion. Le calcium diminue ainsi la perméabilité cellulaire (surtout la perméabilité racinaire), il freine donc la pénétration de l'eau et de la plupart des ions, notamment du potassium et du fer.

Le calcium, contrairement au potassium, a un rôle desséchant sur les plantes quand il est en excès, car non seulement il réduit l'absorption de l'eau mais il a tendance à faire ouvrir les stomates ; il augmente ainsi la transpiration et il est donc un facteur de flétrissement. Pour le calcium, c'est surtout l'excès qui est caractéristique, notamment chez les plantes calcifuges.

- Soufre S : C'est un constituant des acides aminés et des protéines et, parce que les enzymes étant des protéines, on comprend que la carence en S, qui en compromet la synthèse, retentisse sur le métabolisme général ; c'est ainsi que l'un des symptômes les plus apparents de cette carence est la disparition de la chlorophylle (chlorose) dont la synthèse n'est plus assurée. Les Crucifères (chou, moutarde) sont riches en soufre, jusqu'à 1 % du poids sec.

- Magnésium Mg : C'est avant tout un constituant de la chlorophylle. Mais c'est aussi l'élément activateur par excellence de la plupart des ATPases qui assurent les transferts de groupements phosphoryles. Sa carence donc entraîne une chlorose.

- Les Oligo-éléments (comme : Fe, Cu, Zn, Co, Al, Mn, Mo) ont des rôles moins importants que les éléments précédemment cités. Pourtant ils sont nécessaires pour une meilleure croissance ou pour certaines espèces végétales.



Le rapport entre l'humidité du sol et la fertilisation par des éléments azotés est exprimé par les courbes d'équivalence (courbes ci-contre) montrant qu'il peut exister des relations entre l'emploi d'engrais azotés, l'irrigation et la production biologique (HAGAN et VAADIA 1961).

Un des premiers signes du stress est la migration de phosphore des vieilles feuilles vers la tige et vers le tissu méristématique (WILLIAMS et SHAPTER, 1955 ; GATES, 1957). Ce phénomène est immédiatement suivi de la migration de l'azote qui peut entraîner une hydrolyse progressive des protéines et provoquer ainsi l'arrêt complet du fonctionnement de la cellule (SLATYER et BIERHUIZEN, 1964).

COOK (1973), en étudiant les plantes d'*Atriplex vesicaria* (recevant N_2 100 ppm ; P 50 ppm), a trouvé qu'une réduction du rapport A/S était associée à une amélioration de croissance et cependant, le poids de matière sèche avait augmenté pour la partie aérienne et pour la partie souterraine.

Prenant pour base un sol sablo-limoneux maintenu à la capacité au champ et porté à deux états d'enrichissement minéral (milieu pauvre et milieu riche), on a remarqué que le végétal consommait 20 % d'eau en plus et produit davantage de matière sèche en milieu riche et cela en dépit d'un poids racinaire identique. Hormis quelques effets possibles des éléments minéraux, un meilleur développement des parties aériennes paraît être le principal effet du milieu riche. En effet, les parties aériennes captant davantage d'energie lumineuse augmentent légèrement leur consommation d'eau. Il faut noter qu'en milieu riche, le coefficient de transpiration (exprimé en g eau consommée / g matière sèche produite) s'abaisse légèrement (PUECH, 1972).

BRAG (1972) a remarqué sur du blé et des pois bien approvisionnés en milieu riche en K qu'ils ont un taux de transpiration plus faible par rapport aux témoins. Ces résultats divergent pour CHRISTERSSON (1976) qui a trouvé le

taux de transpiration élevé chez des plantes bien enrichies en K et une plus grande résistance à la sécheresse de ces dernières car la rétention d'eau par le cytoplasme et le régulation osmotique étaient plus efficaces.

Le maximum de production par unité d'eau utilisée ne peut être atteint que lorsque d'autres facteurs régissant la croissance sont à leur valeur optimum. Ainsi, fournir suffisamment d'eau à un champ où la croissance est très retardée par un manque d'azote, serait un gaspillage. Lors d'un stress hydrique, un manque d'azote peut précipiter la sénescence et l'abcission des vieilles feuilles (RADIN, 1981).

D - PRECEDENTES ETUDES EFFECTUEES SUR LE *Sinapis alba* DANS DIFFERENTES CONDITIONS DE CONTRAINTE HYDRIQUE, AU PHYTOTRON

Depuis 1967, Mme. VARTANIAN étudie les réactions adaptatives à la sécheresse de la moutarde blanche dans différentes conditions d'humidité relative atmosphérique et édaphique. Dans ces expériences, le substrat sableux (sable de la Solle) humidifié au départ à la capacité au champ, s'asséchait progressivement sous l'effet de la transpiration (le sol étant toujours protégé de l'évaporation) à une température constante de 22° C, une photopériode de 16 heures et une humidité relative atmosphérique de 50, 70 ou 100 %. Dans de telles conditions, les plantes sont confrontées à une adaptation au cours de leur croissance au facteur hydrique et non à des stress. Ainsi a été mise en évidence une morphogenèse racinaire particulière de sécheresse : la formation de racines courtes tubérisées qui est analysée sous différents aspects, morphologiques, histologiques, écophysiologiques, biochimiques et génétiques.

AHO (1976), étudiant les variations de la réserve facilement utilisable en eau du sol en relation avec différents facteurs écologiques, a utilisé comme substrat également le sable de la Solle et le limon de la Station d'Essais de l'INRA de la Minière. Le sol était maintenu à la capacité au champ par des apports réguliers d'eau et de solution nutritive une à trois fois par jour, en fonction du niveau de transpiration observé. Les conditions expérimentales étaient : 16 heures de photopériode et 50 ou 70 % d'humidité relative à une température constante de 22° C. Lorsque les plantes atteignaient l'âge voulu (entre 21 et 97 jours), elles subissaient une période de dessèchement, obtenue par l'arrêt de l'apport hydrique. Les réactions à ce stress étaient analysées en relation avec l'âge des plantes, la profondeur de sol exploitable par les racines, la nature du substrat.

Les recherches de SEMAAN (1979) ont porté sur la réhumectation des plantes entières après des périodes de dessèchement plus ou moins sévères dans des conditions de 16 heures de photopériode à une température constante de 22° C et une humidité relative de 70 %. Les cultures étaient réalisées sur vermiculite et arrosées régulièrement (deux fois par jour) avec l'eau et la solution nutritive. Après 21 jours, les plantes étaient placées dans des conditions de demande évaporative plus forte (50 % d'humidité relative). Le dessèchement des plantes était également initié par l'arrêt de l'arrosage jusqu'au déficit hydrique voulu. La réhumectation était effectuée en mettant les pots dans des bacs remplis d'eau.

Le travail d'ATAYI (1980) a été effectué sur des plantes cultivées dans le sable de la Solle et asséchées progressivement pendant 15, 20 ou 25 jours et réarrosées régulièrement tous les jours ensuite, ou sur des plantes arrosées normalement pendant 15 ou 20 jours, asséchées 5 jours ensuite, puis réarrosées régulièrement. Les conditions expérimentales étaient 16 heures de lumière à une température constante de 22° C et 50 % d'humidité relative. Le but des recherches d'ATAYI était l'analyse des post-effets de la contrainte hydrique sur la reprise de croissance des plantes dans ces conditions.

Toutes ces recherches sont réalisées dans les salles dites "obscures" de Phytotron (éclairement 100 Wm^{-2} donné par des tubes fluorescents et des lampes incandescentes). Les durées de leurs expérimentations ont rarement dépassé 35 jours à l'exception de celles d'AHO.

Les recherches présentes diffèrent des précédentes par des conditions d'éclairement plus élevées, une humidité relative atmosphérique plus faible et des rythmes d'irrigation répétitifs réguliers dans des conditions nutritives variées. Elles comportent à la fois des incidences de l'adaptation des plantes au facteur hydrique dans les traitements très peu irrigués ou desséchés progressivement sans aucun apport hydrique au cours de la croissance, et des stress subis dans les traitements fréquemment irrigués.

Ces recherches s'inscrivent donc à la fois dans la lignée de celles effectuées par les auteurs cités dans la bibliographie et portant sur l'irrigation et l'utilisation de l'eau, l'adaptation et la résistance à la sécheresse, le rôle des éléments minéraux et celles réalisées sur *Sinapis alba*.

L'ASPECT MORPHOLOGIQUE , LE STADE DE CROISSANCE ET L'ETAT HYDRIQUE DES PLANTES (EN RELATION AVEC LES DATES D'IRRIGATION) AUX DIVERS JOURS DE PRELEVEMENTS, DANS LES DIFFERENTS TRAITEMENTS, SONT PRESENTES SUR LES PLANCHES 1 À 3 .

PLANCHE 1

PLANCHE 2

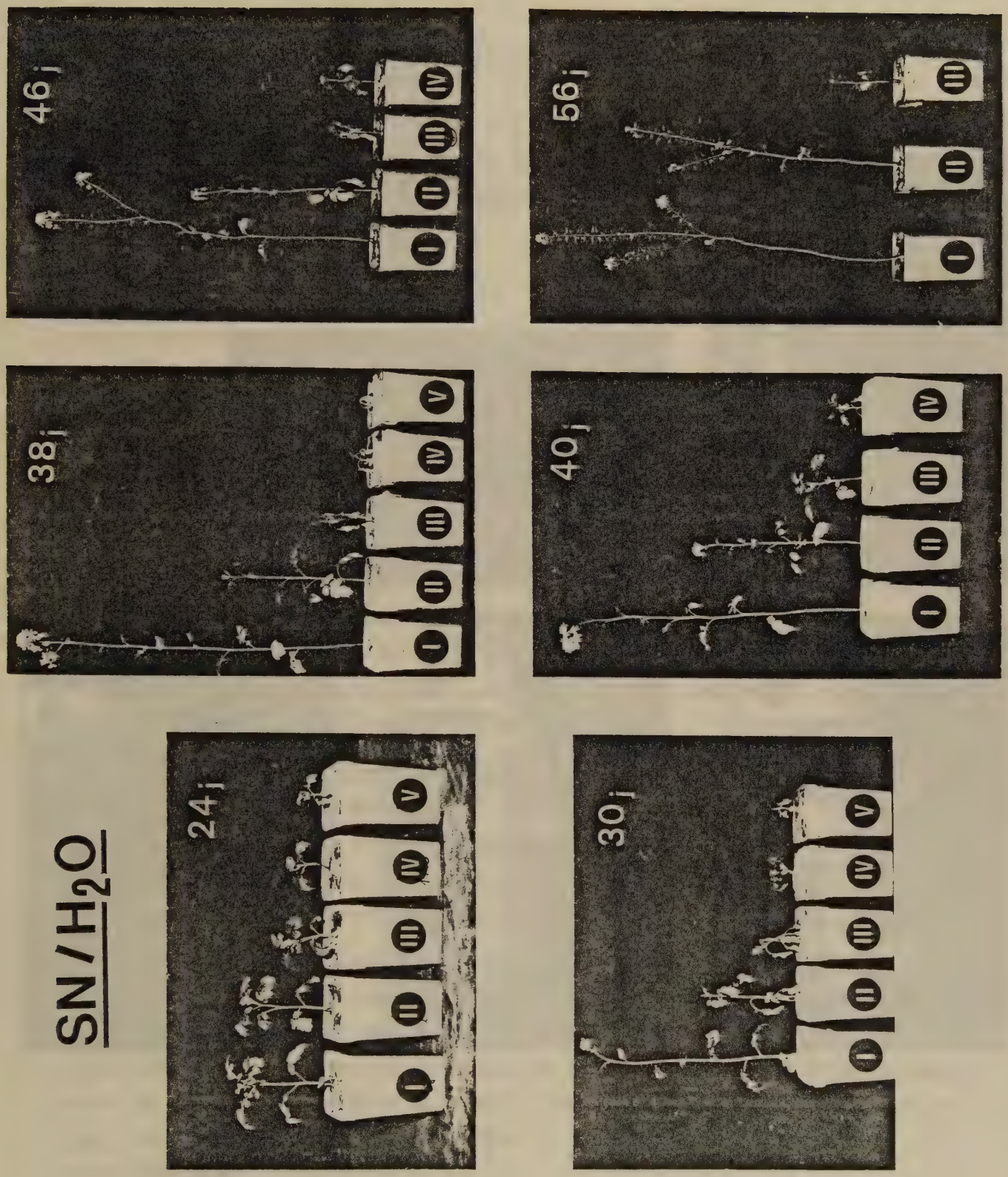
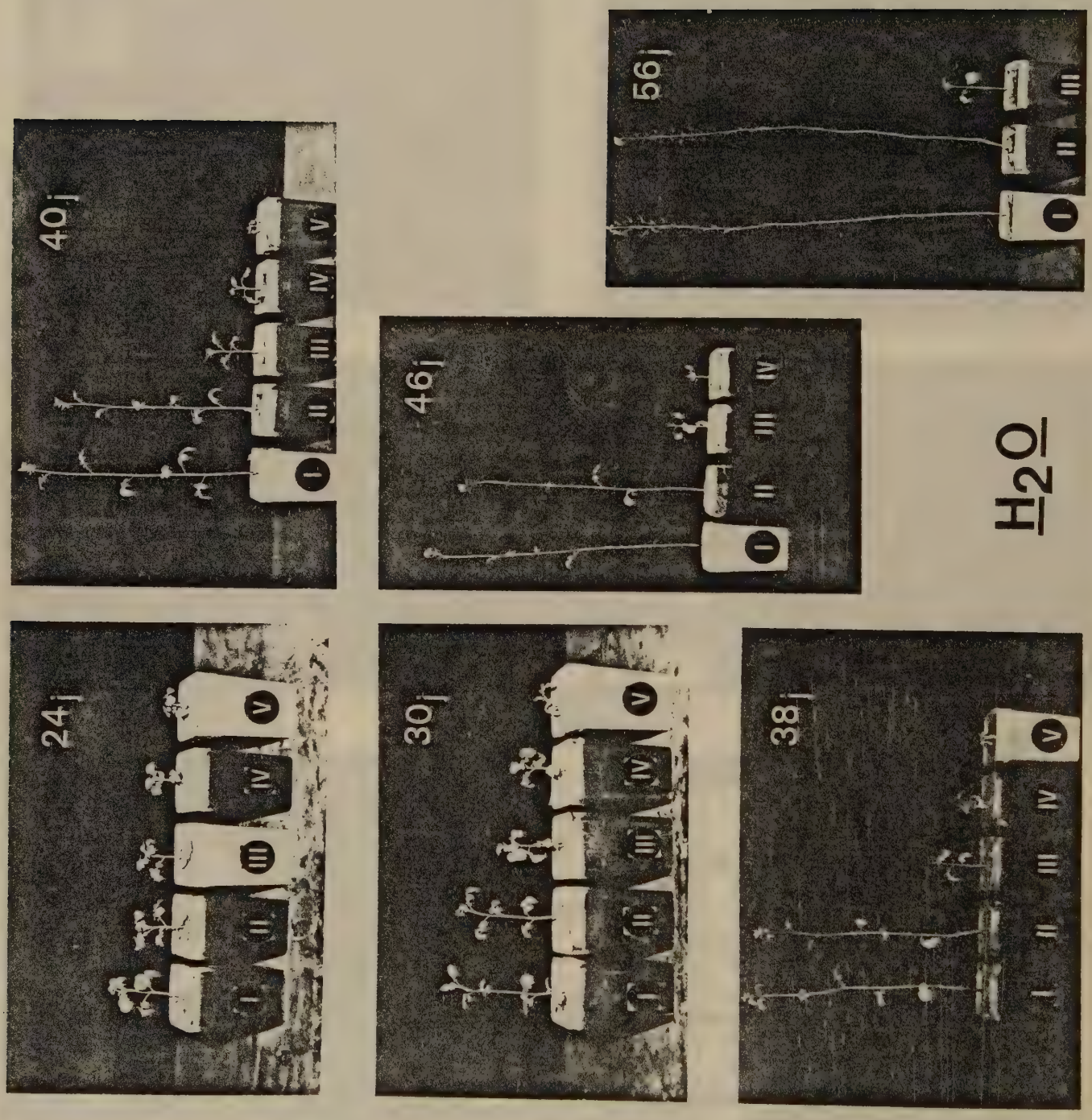


PLANCHE 3



CHAPITRE II

EFFETS DES RYTHMES D'IRRIGATION A DIFFERENTS NIVEAUX DE NUTRITION MINERALE SUR LA MORPHOLOGIE ET LA CROISSANCE

I - BIBLIOGRAPHIE

Plusieurs éléments permettent de contrôler l'évolution morphologique et la croissance des plantes : la continuité de la division cellulaire, l'initiation des tissus et des organes ainsi que la différentiation et l'expansion cellulaire qui sont les facteurs essentiels de la croissance et du développement des plantes. L'initiation et la différentiation de "primordia" végétatif reproductif du méristème apical ainsi que l'élargissement cellulaire sont très sensibles au stress hydrique. Par contre, la division cellulaire peut se poursuivre de façon très lente au cours du stress hydrique malgré sa sensibilité à ce dernier jusqu'à ce que les conditions de stress deviennent très sévères (GARDNER et NIEMAN, 1964 ; SLATYER, 1973).

Dans certaines conditions, un stress hydrique prolongé peut influencer aussi bien la division que l'élargissement cellulaire (HSIAO, 1973). Lorsque les plantes sont à nouveau irriguées, la division cellulaire, selon BERGER (1973), reprend à un taux plus élevé, ce qui permet un rattrapage par rapport aux plantes témoins.

De nombreuses études ont déjà montré l'action des pertes d'eau par les feuilles sur l'évolution de leur activité photosynthétique. Il a ainsi été mis en évidence qu'un déficit hydrique foliaire influence l'activité photosynthétique et transpiratoire en entraînant une fermeture plus ou moins importante des stomates (KRAMER et KOZLOWSKI, 1960 ; KRAMER, 1969). Sur les jeunes pins, BRIX (1962) a remarqué que la photosynthèse est affectée par un faible stress hydrique.

Le manque d'eau provoque des effets morphologiques importants; il y a longtemps que ces effets ont été décrits (SORAUER, 1873 ; KOHL, 1886 ; etc...). En milieu sec, les plantes s'adaptent et développent leurs parties souterraines, elles possèdent des tiges plus courtes et des feuilles épaisses de surface inférieure (COMBES, 1946).

Bien que le déficit hydrique, d'une manière générale, entrave la croissance, que ce soit en longueur ou en poids de la récolte (LEMEE, 1953 ; SALTER, 1954 ; GATES, 1955 ; SLATYER, 1957), on note toutefois qu'il n'affecte pas au même degré ces divers aspects. Ainsi, la hauteur des plantes est nettement plus sensible au stress hydrique que la production de matière sèche. Pour les grains, le manque d'humidité, s'il garde des proportions raisonnables, n'implique pas une réduction importante du rendement en produits récoltables (MATUSIEWICZ, 1956).

Les plantes cultivées en milieu sec ont un rendement inférieur à celui des plantes cultivées en milieu humide. En effet, le manque d'eau ralentit considérablement la formation de nouvelles feuilles et, par conséquent, la surface d'assimilation est plus réduite (STOCKER, 1961).

Le stress hydrique accélère la sénescence des feuilles de façon inéluctable (WOOLHOUSE, 1967 ; ADDICOTT, 1969) et augmente leur taux de mortalité, car son effet joue un rôle important sur plusieurs processus métaboliques (la synthèse des protéines et des acides nucléiques par exemple) (MOTHES, 1928 ; GATES, 1964, 1968 ; SLATYER, 1967). L'effet d'un déficit hydrique sur la poursuite du développement de tissus maturés ou proches de leur maturité semble être un facteur d'accélération de la sénescence.

Plus le stress hydrique édaphique augmente, plus le taux d'élongation des feuilles du cotonnier diminue. Un stress de 1 à 3 atm. n'a pas une influence importante sur l'élongation des feuilles mais, si ces valeurs augmentent, l'élongation se réduit progressivement jusqu'à 15 atm. (PFP) et la croissance foliaire s'arrête totalement (WADLEIGH et GAUCH, 1948).

Sur la variété sensible du cotonnier *Gossypium hirsutum*, VIEIRA DA SILVA (1973) a montré l'effet considérable de la sécheresse sur le taux de croissance en hauteur. Sur la variété résistante de *Gossypium anomalum*, la réduction est bien moins importante dans la première période du stress hydrique.

Au cours de la seconde période, les plantes sensibles reprennent leur croissance, car elles se sont adaptées à l'effet de l'assèchement et leur taux de croissance relative est du même ordre de grandeur que celui des plantes

témoins. Quelles soient des espèces, sensibles ou résistantes, la sécheresse diminue leur surface foliaire totale, leur poids sec total, leur nombre total de feuilles produites.

D'après les résultats de WALTER (1963) sur la plante de haricot, l'augmentation de la pression osmotique de 0 à 30 atm. entraîne une diminution rapide de la croissance des parties aériennes atteignant même le niveau zéro à presque 20 atm. La croissance racinaire, elle, au contraire, augmente : elle triple, pour atteindre son niveau maximum à 7 atm. et ensuite commence à baisser.

JARVIS, M. (1963), étudiant quatre espèces herbacées et ligneuses; cultivées en trois conditions hydriques : bien irriguées (0), stress modéré (I), stress relativement sévère (II), a trouvé sur l'espèce herbacée, *Filipendula vulgaris*, que dans les trois conditions hydriques la surface foliaire ne montre pas de différence significative. Par contre, sur une autre espèce herbacée, *Saxifraga hypnoides*, une différence très significative apparaît à partir de 50 jours entre 0, I et II et moins significative entre I et II. Pour les quatre espèces, l'augmentation du stress hydrique était associée à une augmentation du déficit en eau des feuilles et une diminution du taux de transpiration.

SCHNEIDER et CHILDERS (1941) ont trouvé qu'entre 3 et 5 heures après l'arrosage, les feuilles de pommier fanées reprennent leur turgescence. Mais ce n'est pas avant 2 à 7 jours que les taux de photosynthèse, de respiration et de transpiration atteignent à nouveau les taux des témoins. Selon KRAMER (1950), après plusieurs heures d'arrosage, les plantes fanées (dans certaines limites) reprennent normalement leur turgescence mais l'effet de fanaison ayant affecté les processus internes, celui-ci ne disparaît pas immédiatement.

Sur des feuilles de pécan soumises à un stress hydrique, LOUSTALOT (1945) montre que celles-ci reprennent leur turgescence immédiatement après l'arrosage mais là aussi, les taux de photosynthèse et de transpiration ne retrouvent le niveau des taux des témoins qu'au bout de plusieurs jours.

Certains chercheurs (GATES, 1955) ; VIEIRA DA SILVA, 1956 ; DE PARCEVAUX, 1964 ; JARVIS et JARVIS, 1963 ; ROBELIN et MINGEAU, 1970 ; LAUDE, 1971 ; BIELORAI et HOPMANS, 1975 ; MENOUX-BOYER, 1980) ont démontré qu'une plante bien alimentée en eau au cours de son cycle biologique, ne donne pas forcément un rendement maximum. En effet, la sécheresse peut avoir un effet bénéfique sur la croissance des plantes et aussi sur la relation entre la production de matière sèche et le statut hydrique de la plante. Cette relation n'est pas linéaire (TOTSUKA et MONSI, 1960 ; SLAVIK, 1963 ; POCHINOK, 1966). La croissance atteint

un niveau optimal correspondant alors à un certain déficit hydrique puisque ce dernier favorise un équilibre ionique plus propice et bénéfique aussi bien à la croissance qu'à la photosynthèse (VIEIRA DA SILVA, 1956 ; VACLAVIK, 1967). LAOUAR (1973), sur *Sinapis alba*, a également remarqué que, lorsque le déficit hydrique est de 5 % environ, l'activité photosynthétique est à son maximum. Par contre, selon ROBELIN et COLLIER (1958), ROBELIN (1962), CHARTIER (1967) et CHARTIER et HALLAIRE (1969), entre la consommation d'eau et la production de matière sèche, il existe des relations simples et linéaires.

BOYER (1975) a noté qu'une croissance rapide ne se produit pas seulement chez des xérophytes mais aussi chez des mésophytes (*Beta vulgaris* et *Linum usitatissimum*) lorsque ces plantes sont arrosées après une période de sécheresse, ceci par rapport aux témoins régulièrement arrosés. Pourtant, il y a une différence entre les xérophytes et les mésophytes ; c'est le degré d'intensité de la sécheresse qui n'est pas le même : le déficit hydrique l'étal peut atteindre 80 % pour les feuilles de xérophytes alors que la valeur extrême de ce déficit n'est que 50 % environ chez le lin. Le stade du développement de la plante au moment du traitement est un facteur important. BOYER appelle cela une "activité compensatrice pour la croissance".

TOMAR et GHILDYAL (1973) soulignent que le stress hydrique a une influence directe sur la croissance de la plante alors que le stress hydrique édaphique n'a qu'une influence indirecte. Le stress hydrique d'une plante peut se manifester par une réduction du taux d'absorption et /ou par un excès de la transpiration. Le stress est fonction du stress édaphique, de la demande évaporative atmosphérique et de la résistance au flux de l'eau dans la plante ; SLATYER (1967).

Il est certain que le déficit hydrique interne des cellules qui contrôle la croissance des plantes n'est pas toujours étroitement lié au stress hydrique du sol. Quand la demande évaporative est très élevée, les plantes peuvent montrer des symptômes de fanaison même si les conditions hydriques édaphiques sont très favorables. Par contre, les symptômes de fanaison n'apparaissent pas obligatoirement lors d'une demande atmosphérique faible, bien que les plantes soient soumises à un stress hydrique édaphique. Même cultivée en conditions hydriques optimales, ou immergée comme le riz, une plante subissant de jour une variation de stress hydrique peut montrer une fanaison visible et même permanente. Si cette plante n'est pas au point de flétrissement permanent, la fanaison disparaît au cours de la nuit lorsque la transpiration diminue ou lorsque l'absorption augmente ou bien, quand les deux phénomènes sont conjugués (TOMAR et GHILDYAL, 1973).

Le concept point de flétrissement permanent comme constante du sol a été remis en cause par SLATYER (1967) et KRAMER (1969). Ils ont montré que la perte de turgescence de la cellule entraîne la fanaison. Celle-ci dépend des caractéristiques du suc cellulaire des feuilles. Certaines espèces, très sensibles aux contraintes hydriques, voient l'élargissement cellulaire et l'élongation de leurs feuilles et tiges inhibés au moindre déficit hydrique diurne. BOYER (1968) a confirmé par différentes mesures dans une serre que les feuilles de tournesol ont une croissance essentiellement nocturne.

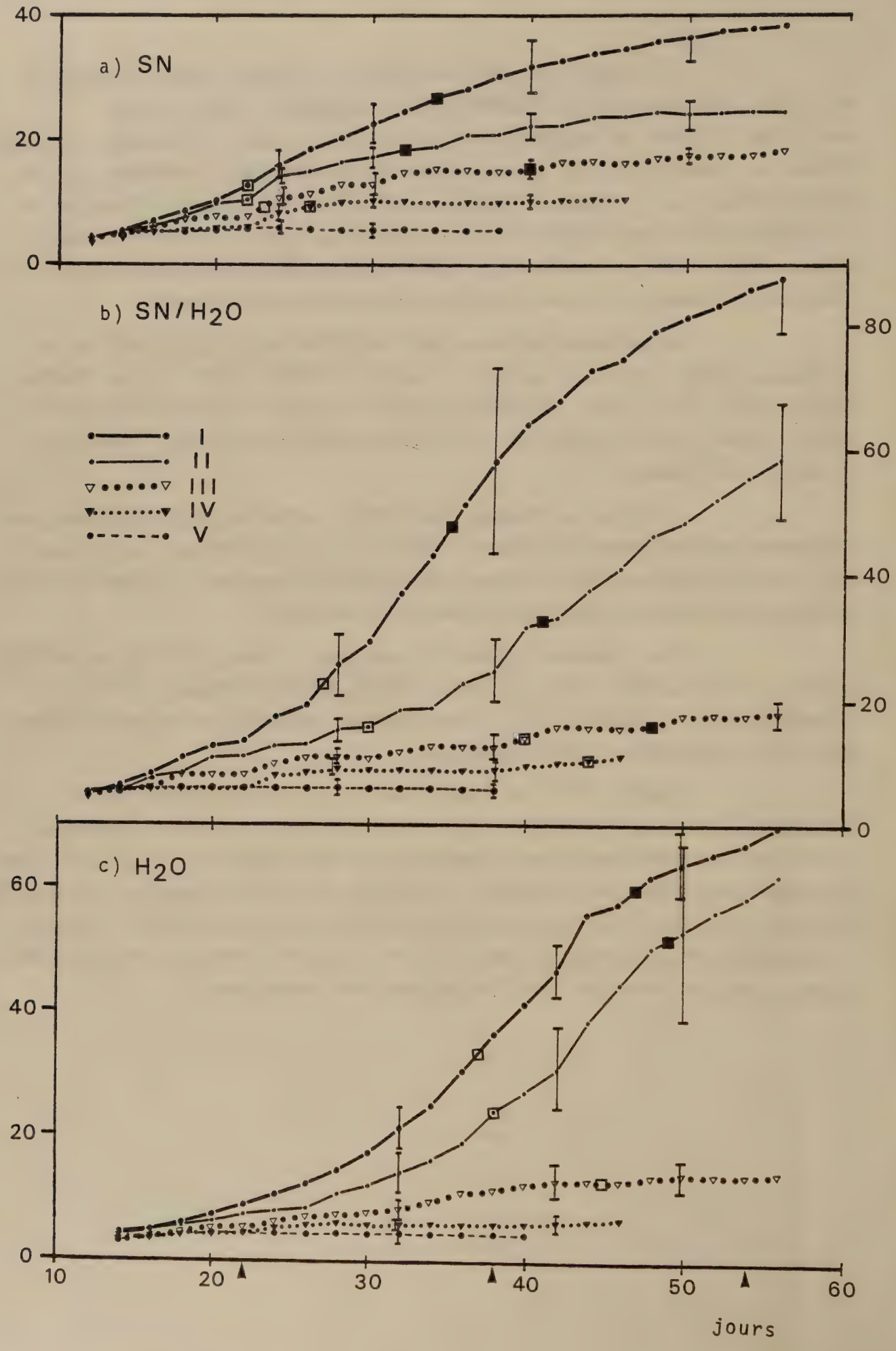
De nombreuses auteurs dont TROUGHTON et SLATYER (1969) sur le cotonnier, BOYER (1970) sur le maïs et le soja, DUNIWAY (1971) sur la tomate, MOLDAU (1973) sur la fève, SLATYER (1973) sur le blé et le millet ont interprété l'effet du stress hydrique sur la photosynthèse comme étant limité à la fermeture des stomates.

A travers la réponse stomatique, l'effet du stress hydrique peut influencer partiellement les plantes. BOYER (1971) a trouvé chez le tournesol que l'effet stomatique et non stomatique se produit presque à la même valeur du potentiel hydrique des feuilles (fermeture de stomates).

Chez plusieurs plantes et notamment le maïs, HEICHEL et MUSGRAVE (1970); le blé, LAWLOR (1976); la fève, O'TOOLE, OZBUN et WALLACE (1977) et le tabac, REDSHAW et MEIDNER (1972), on observe une réduction de la photosynthèse par l'effet stomatique et non stomatique.

COLLATZ (1977) en travaillant sur un arbuste xérophyte, le *Simmondsia chinensis*, a remarqué qu'avec la diminution du potentiel hydrique, les facteurs stomatiques et non stomatiques ont une sensibilité similaire. Quand le potentiel hydrique est supérieur à -22 bars, ces deux facteurs ne sont pratiquement pas affectés. Si la diminution du potentiel hydrique se produit, on voit alors apparaître une réduction parallèle des facteurs stomatiques et non stomatiques (les plus affectés étant les facteurs non stomatiques).

FIG. 1 - HAUTEUR DE LA PLANTE (en cm)



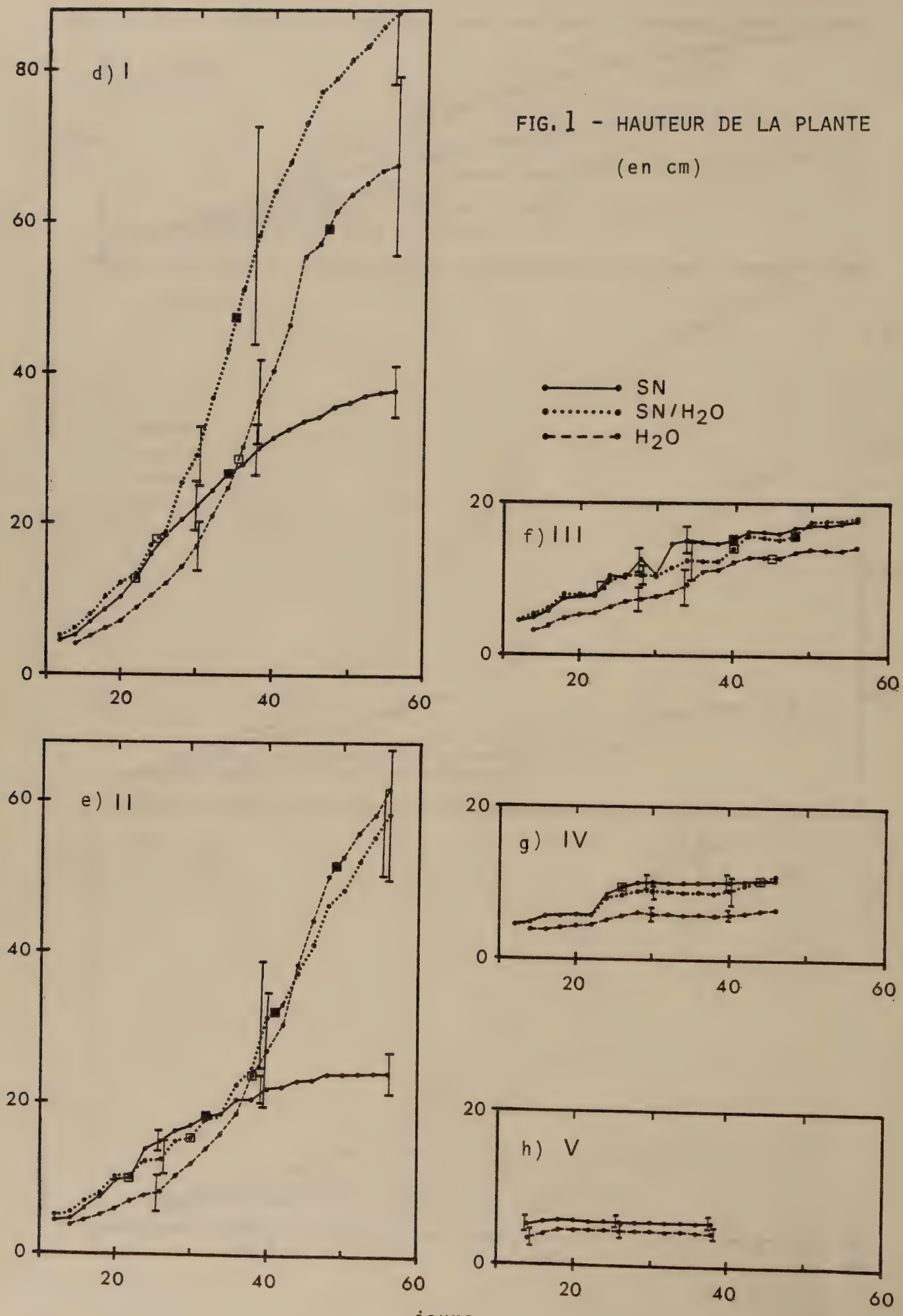


FIG. 1 - HAUTEUR DE LA PLANTE

(en cm)

II - EVOLUTION MORPHOLOGIQUE

a) PARTIES AERIENNES

1. Hauteur de la Plante (mesurée tous les 2 jours ; Fig. 1)

Avec un apport nutritif important (SN, fig. 1 a), le rythme des irrigations ne joue pas un rôle évident dans les premiers stades du développement jusqu'à 24 jours, mais une différence hautement significative s'observe à partir de cet âge-là entre les traitements (planche 1).
- Hauteur maximale 37,4 cm en I ; hauteur minimale 5,8 cm en V.

Avec un apport nutritif seulement au départ (SN/H_2O, fig. 1 b), le rythme joue le même rôle que dans le milieu riche mais d'une façon un peu plus précoce et plus rapide (18 jours) et son rôle est plus évident entre les traitements I et II qu'entre III et IV. On peut conclure qu'il y a une période entre deux irrigations à partir de laquelle ce rythme n'a plus de rôle décisif (la gamme entre 8 et 16 jours) (planche 2).
- Hauteur maximale 87,5 cm en I ; hauteur minimale 5,8 cm en V.

Dans le milieu arrosé à l'eau distillée (planche 3), fig. 1 c), deux groupes de comportement s'observent :
- I et II : les rythmes de 2 et 4 jours ont presque la même influence sur la hauteur.
- III et IV : les rythmes montrent une légère différence significative.

- Hauteur maximale 69,6 cm en I ; hauteur minimale 4,6 cm en V.

Donc, dans les milieux intermédiaire et pauvre, le rythme n'a pas d'influence importante quand la période entre deux irrigations dépasse un certain seuil (8 jours).

Un apport nutritif important a une influence négative sur le paramètre hauteur de la plante dans les traitements régulièrement irrigués, I et II (fig. 1 d et e). Par contre, un apport nutritif, modéré ou même nul, permet une augmentation importante de la hauteur de la plante. Il faut noter que, dans les traitements moins fréquemment irrigués (fig. 1 f et g), on n'observe pas ce phénomène puisque l'apport nutritif est moindre. Pour le traitement V (fig. 1 h), on constate qu'un faible apport nutritif est quasiment sans influence.

Pendant le début de la croissance (jusqu'à 30 jours environ), il y a toujours un retard de l'élongation dans le milieu pauvre (fig. 1 d et e). Plus la période entre les irrigations augmente, plus l'élongation dans ce milieu apparaît touchée (fig. 1 f et g).

FIG. 2 - NOMBRE DE FEUILLES

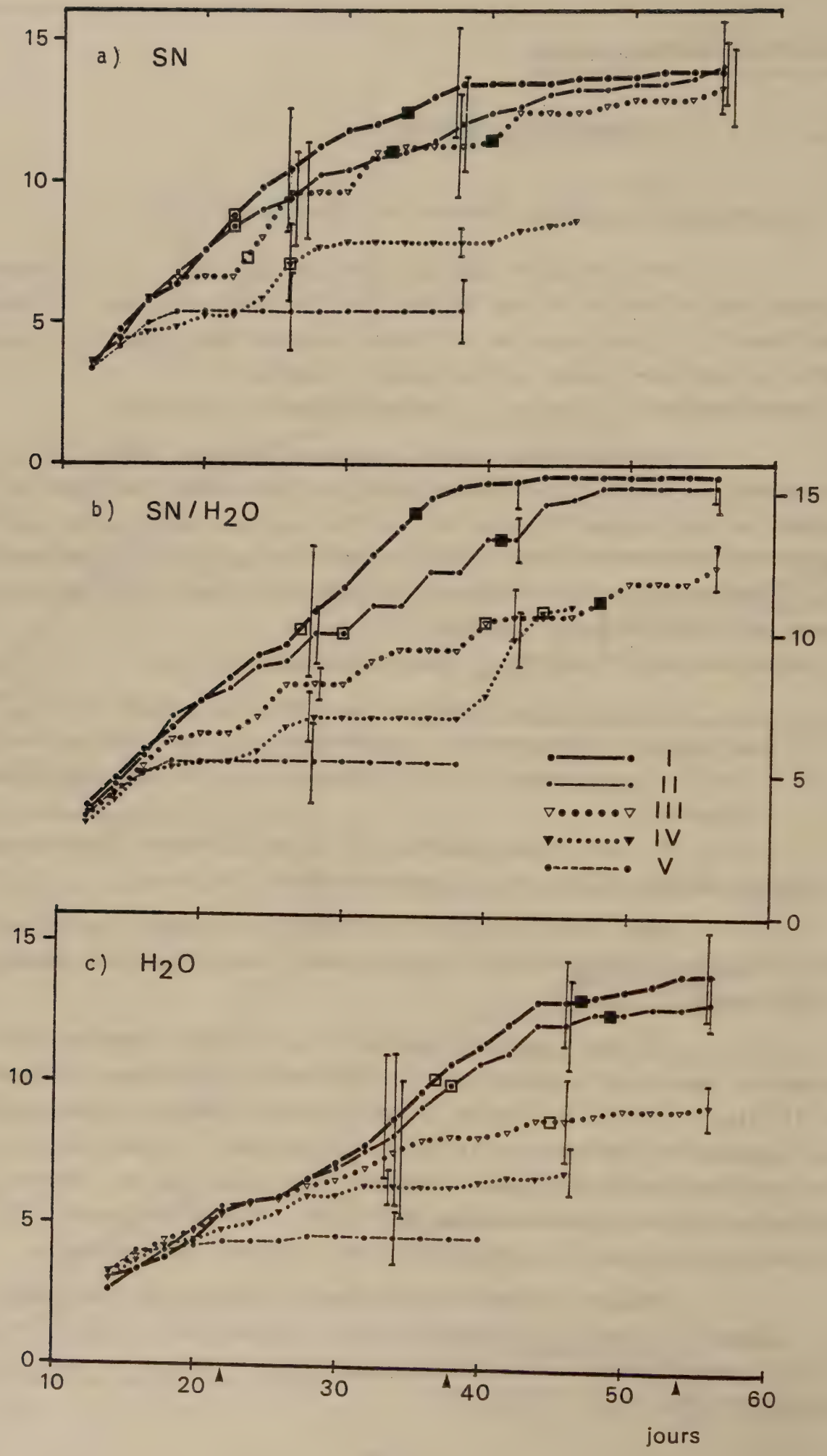
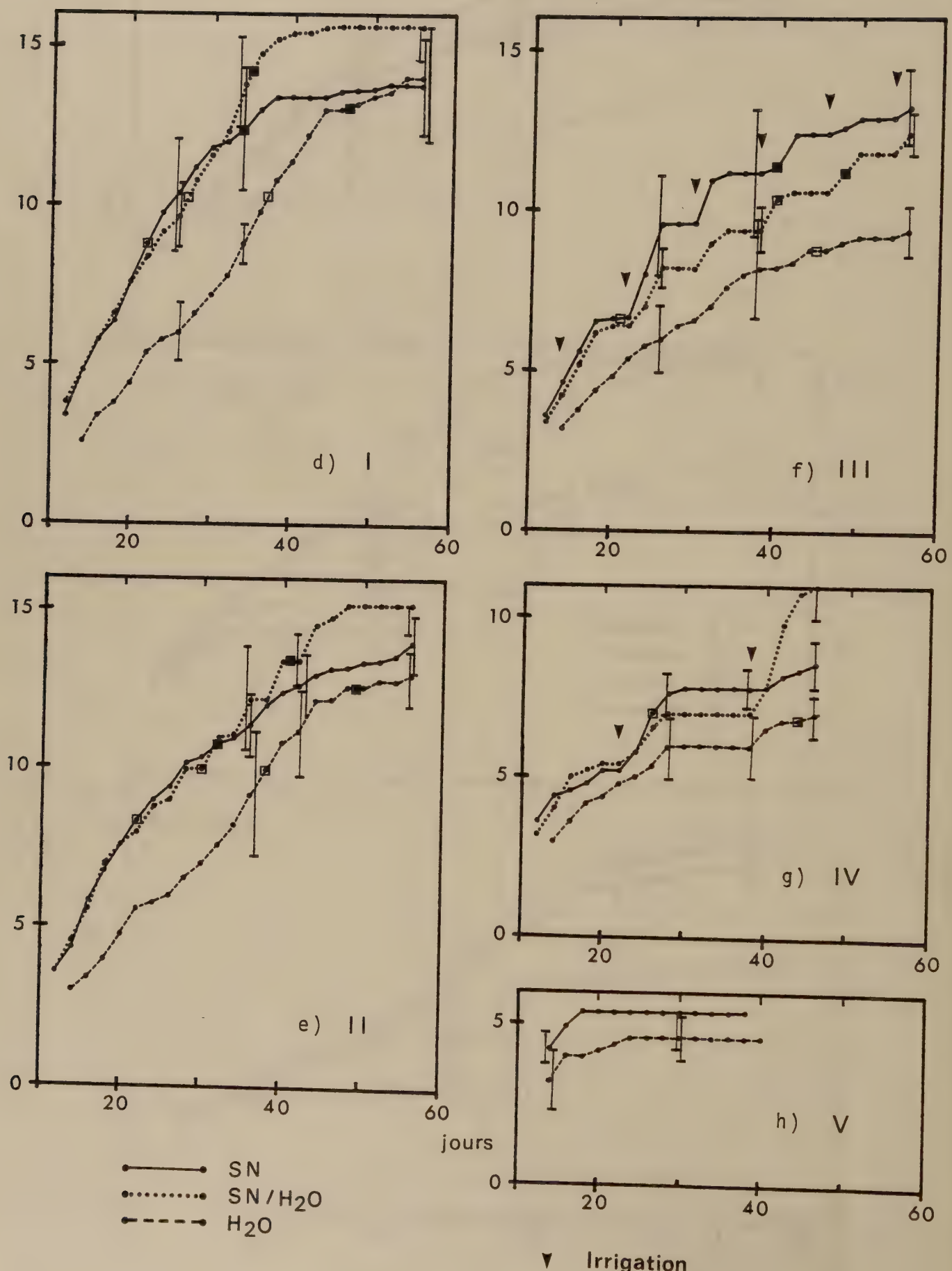


FIG. 2 - NOMBRE DE FEUILLES



2. Nombre de feuilles (prélevé tous les 2 jours ; Fig. 2)

Lorsque les conditions nutritives sont favorables (SN ; fig. 2 a), il n'y a pratiquement pas de différence significative entre les rythmes d'irrigation de 2, 4 et 8 jours sur la formation des feuilles. Par contre, un rythme de 16 jours ou un traitement sans irrigation a une influence fortement négative sur le nombre de feuilles (différence très significative entre ces deux derniers traitements et les autres).

- Nombre maximum de feuilles 14,0 en II ; nombre minimum de feuilles 5,4 en V.

Avec un faible apport nutritif (SN/H_2O ; fig. 2 b) et au début de la croissance, l'influence du rythme n'est pas évidente mais la différence entre les traitements s'accentue ensuite très rapidement, prenant ainsi deux directions : I et II, d'une part, et III et IV, d'autre part.

- I et II : On n'observe pratiquement pas de différence significative, sauf dans la période entre l'apparition des boutons floraux et la floraison.
- III et IV : Ils montrent des différences significatives seulement dans la période précédant l'apparition des boutons floraux (très retardée).

- Nombre maximum de feuilles 15,6 en I ; nombre minimum de feuilles 5,4 en V.

Dans le milieu pauvre en éléments minéraux (H_2O ; fig. 2 c), l'influence du rythme commence plus tardivement. Jusqu'à 38 jours, aucune différence significative n'existe entre I, II et III. Par ailleurs, entre I et II il n'y aura jamais de différence significative.

- Nombre maximum de feuilles 14,0 en I ; nombre minimum de feuilles 4,6 en V.

Les figures 2 d et e montrent que la vitesse de formation des feuilles des plantes des trois milieux ne diffère pas significativement dans les traitements I et II. Il est intéressant de noter l'arrêt de la formation de nouvelles feuilles 4 jours après l'irrigation en III (fig. 2 f) dans les milieux riche et intermédiaire et 8 jours après l'irrigation en IV (fig. 2 g) dans les trois milieux. Ceci traduit nettement une certaine adaptation au rythme d'irrigation.

Pour le traitement V (fig. 2 h), le faible apport nutritif favorise légèrement la vitesse de la formation des feuilles et par conséquent, le nombre de feuilles atteint son maximum quelques jours plus tôt que le milieu pauvre.

FIG. 3 - SURFACE FOLIAIRE
(en cm^2)

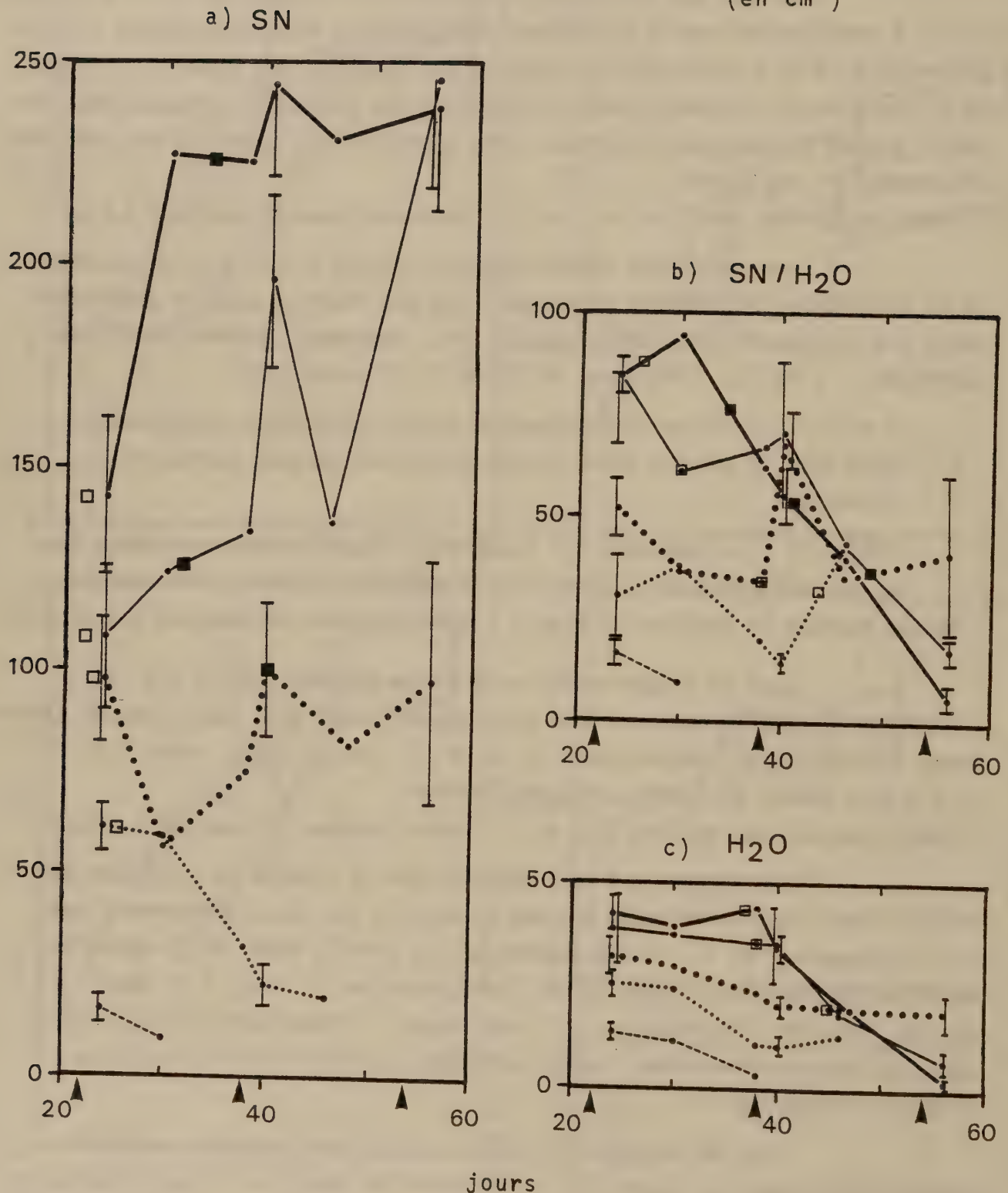
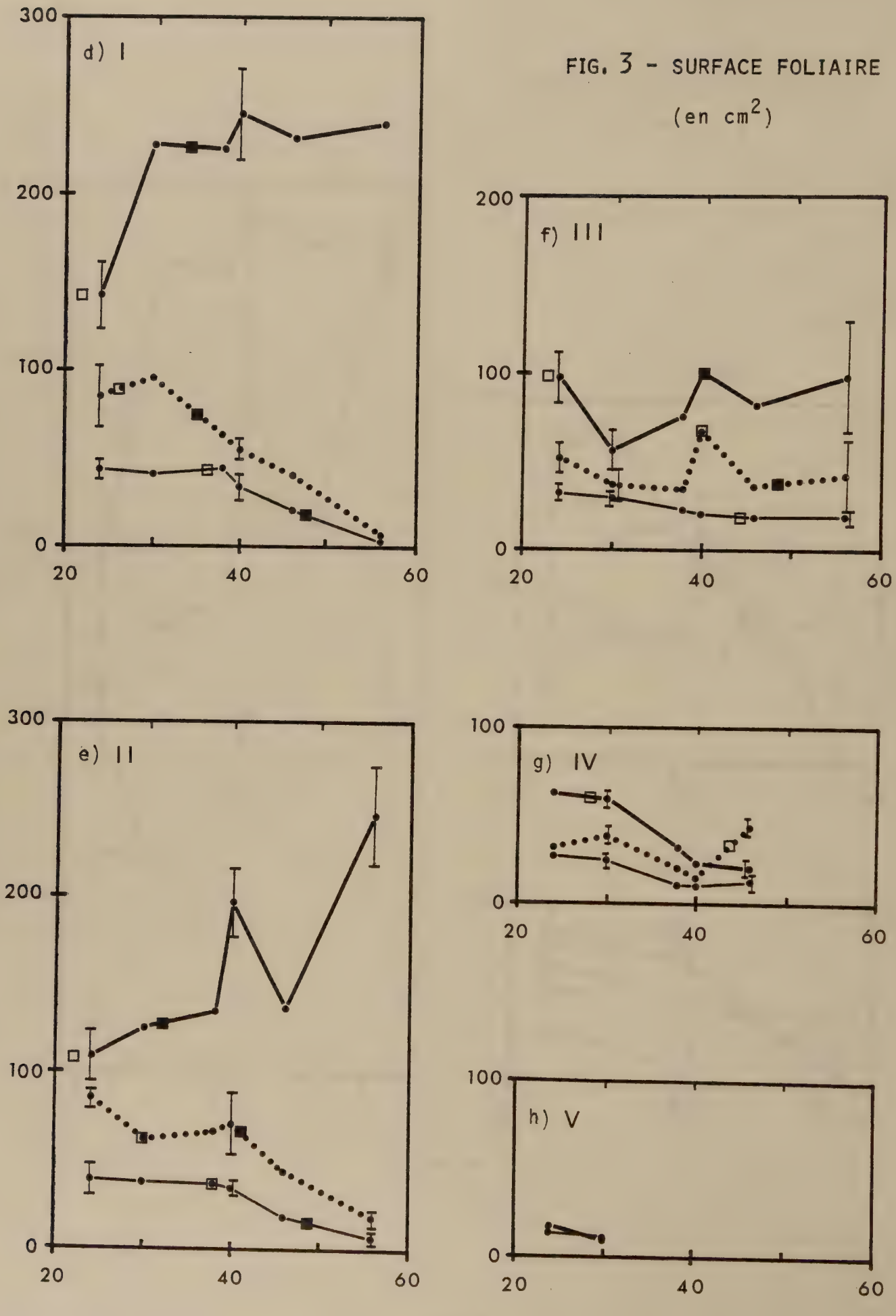


FIG. 3 - SURFACE FOLIAIRE

(en cm^2)



3. Surface foliaire (Fig. 3)

Dans le milieu riche (SN ; fig. 3 a), le rythme a un rôle déterminant dès l'âge de 24 jours et jusqu'à la fin de la croissance. Pour les traitements III et IV, il y a une diminution de la surface foliaire entre deux irrigations due à la fanaison des feuilles (photos planche 1). Ainsi que cela a déjà été indiqué, le nombre de feuilles n'est pas la cause responsable de cette différence, très significative, entre les traitements mais c'est plutôt la grandeur des feuilles qui diffère d'un traitement à l'autre.
- Surface foliaire maximale 245,7 cm^2 (II).

Dans le milieu intermédiaire (SN/H_2O ; fig. 3 b), la surface foliaire maximale est observée chez les plantes du traitement I (à 30 jours). Au-delà de cet âge et du fait de la chute importante des feuilles (notable surtout en traitement I et II), la surface commence à diminuer. Un effet précis du rythme peut être remarqué dans le traitement IV, où la surface foliaire maximale est obtenue 8 jours après les irrigations. La différence de surface foliaire entre ce milieu et le milieu riche est considérable malgré un nombre supérieur de feuilles dans ce milieu.
- Surface foliaire maximale 95,0 cm^2 (I).

Dans le milieu pauvre (H_2O ; fig. 3 c), les observations sont presque similaires à celles faites dans le milieu intermédiaire. Cependant, la surface foliaire est inférieure et cela dans tous les rythmes. L'écart entre les traitements dans ce milieu est beaucoup moins important que dans les deux autres milieux.
- Surface foliaire maximale 44,0 cm^2 (I).

Les figures 3 d et e permettent de constater que l'apport d'éléments minéraux joue un rôle très important sur le paramètre surface foliaire, l'écart étant d'autant plus important que le milieu est riche.

L'augmentation de la surface foliaire consécutive à une irrigation n'est pas sensible en milieu pauvre (III, IV ; fig. 3 f et g).

Un apport nutritif faible est sans grande influence sur la surface foliaire des plantes soumises à une sécheresse prolongée (fig. 3 h).

b) PARTIES SOUTERRAINES

1. Rappel bibliographique

Pour le choix d'une méthode d'irrigation, le système racinaire a un rôle capital. Ainsi, des facteurs tels que le type génétique de ce système, l'abondance de ses ramifications, la profondeur atteinte et son taux de développement et d'allongement pourraient intervenir afin de déterminer ce choix.

Les facteurs de l'environnement intervenant sur la rhizosphère tels que la température et l'humidité affectent de façon importante l'élongation et la croissance racinaire. Cette dernière est souvent limitée par l'humidité (LARSON et PALASHEV, 1973 ; KAUFMANN, 1977). KILLIAN et LEMEE (1956) rapportent que les plantes nord-sahariennes présentent souvent un système racinaire de type extensif explorant un grand volume du sol. STOCKER (1961) et OPPENHEIMER (1961) indiquent que le système racinaire se développe plus que le système aérien en milieu aride. En conditions suboptimales, les racines ont un meilleur développement (YEN et al., 1978).

Selon LONERAGAN (1979), la croissance racinaire entraîne plusieurs processus : l'extension de la racine principale par la division et l'élongation cellulaire, la différentiation de la structure de la racine principale, la formation des poils absorbants et l'initiation et le développement des racines latérales. Chaque processus peut répondre différemment au changement du milieu.

Quelques facteurs chimiques jouent directement ou indirectement un rôle important sur la croissance racinaire (LONERAGAN, 1979) :

- Oxygène : L'élongation racinaire cesse 2 à 3 minutes après l'enlèvement de l'oxygène du milieu racinaire.
- Calcium et Borates : Les racines doivent avoir un minimum de concentration en calcium et en borates pour s'accroître.
- Hydrogène et Aluminium : L'hydrogène peut jouer sur le pH. L'effet de l'aluminium varie considérablement sur la croissance racinaire selon l'espèce, le pH, la température, la concentration d'autres cations, surtout Ca^{2+} et mg^{2+}.
- Autres éléments : Pendant longtemps on a pensé qu'une application locale des éléments dans la zone des racines puvait stimuler la ramification et la croissance des racines dans cette zone. L'azote et le phosphore montrent un effet particulièrement net. Le développement des racines dans la zone fertilisée semble s'effectuer aux dépens du développement des autres parties du système racinaire.

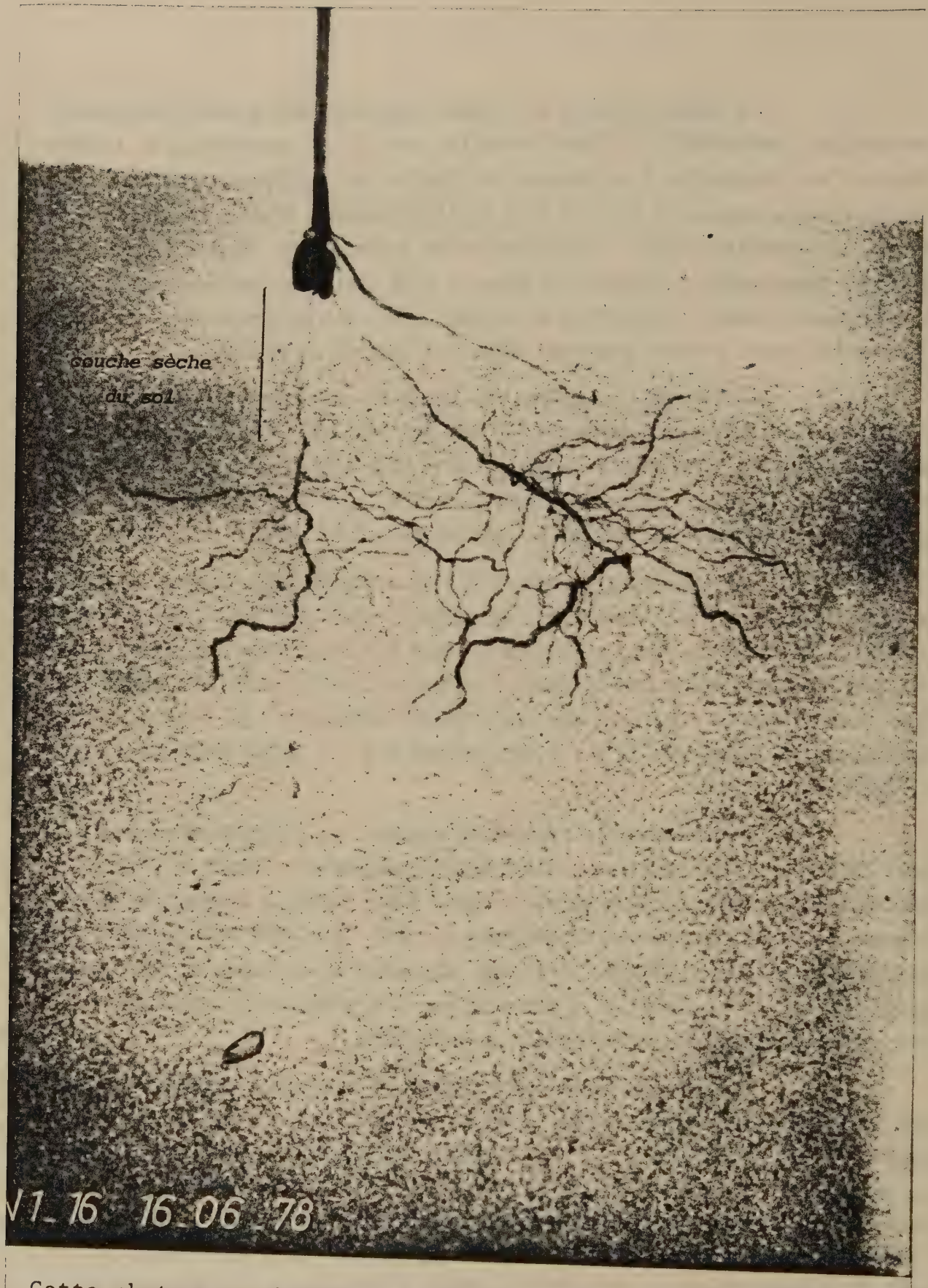
Le fonctionnement du système racinaire des plantes représente une portion considérable de leurs activités car il est responsable de la fourniture d'eau nécessaire à la plante. Des forêts de conifères par exemple ont une phytomasse racinaire de 21 à 25 % de la phytomasse totale. La partie souterraine du territoire boisé d'une région aride tropicale en possède de 30 à 40 %. Dans des communautés de plantes du désert, elle peut même représenter 90 % de la phytomasse totale (BAZILEVICH et RODIN, 1968). Par ailleurs, les racines des plantes du désert peuvent pénétrer jusqu'à 20 mètres de profondeur.

Les racines possèdent une capacité remarquable d'extraire et de concentrer les substances minérales du sol qui n'y sont souvent qu'en très petites quantités. Une plante de seigle de 4 mois possède 623 km de racines, c'est-à-dire 28 000 m^2 de contact avec le sol (11 270 km, soit 78 000 m^2 si on prend en considération ses poils absorbants) (LAVAL-MARTIN et MAZLIAK, 1979).

Dans la plante, environ 5 % du poids sec est composé de substances minérales. D'après les écologistes, le pouvoir extracteur racinaire est de 5 milliards de tonnes par an, alors que l'homme n'extrait dans les mines que 3/4 milliard de tonne sur toute la surface terrestre. Les plantes ont donc un facteur 5 en leur faveur et ceci bien que les minérais contiennent 30 % des substances intéressantes, alors que le sol n'en contient que 1 % (LAVAL-MARTIN et MAZLIAK, 1979).

Les racines des plantes fourragères et légumineuses extraient plus facilement l'humidité en surface qu'en profondeur ; BENNET et DOSS (1960) ont remarqué que même lorsque le sol dispose d'une humidité disponible dans les niveaux profonds, les plantes fanent tout de même. Ces résultats se rapprochent de ceux obtenus par MAJERUS (1975) sur les *Bouteloua gracilis* et *Schizachyrium scoparium*. En effet, celui-ci a remarqué que la croissance foliaire était stoppée malgré l'humidité disponible en profondeur.

La comparaison du développement d'un système racinaire en sol sec et en sol humide amène à remarquer que le développement sur sol sec est supérieur (BISWELL, 1935 ; LYR et HOFFMANN, 1967 ; KEYES et GRIER, 1980). Sur le maïs, HSIAO et ACEVEDO (1974) et sur le blé, SEPASKHAH et BOERSMA (1979) ont remarqué que la diminution du potentiel hydrique du sol avait provoqué une augmentation de la croissance racinaire. PORTAS et TAYLOR (1976) ont trouvé que, malgré un stress hydrique du sol très sévère (- 41 bars), les racines des plantes de tomates poursuivaient leur croissance mais à un rythme très lent.



Cette photo est réalisée *in situ* en utilisant la méthode de radiographie (le maïs est cultivé ici sur sable grossier).

COUCHAT et al., CADARACHE (1978)

Par contre, SALIM, TODD et SCHLEHUBER (1965) et NEWMAN (1966) indiquent que le stress hydrique provoque une réduction du taux d'allongement des racines, allant même jusqu'à l'arrêt complet de la croissance avant celui de la partie aérienne.

VARTANIAN (1967, 69, 71, 72 a, 77) a constaté chez le *Sinapis alba* cultivé en conditions contrôlées que la sécheresse (édaphique et atmosphérique) provoque une diminution du potentiel hydrique racinaire, entraînant par là même un ralentissement de la croissance en longueur de la racine principale et une stimulation de la rhizogenèse des racines latérales. Tout au long de la sécheresse, les racines nouvellement poussées restent courtes, tubérisées et stockent l'amidon. Lorsque les conditions d'humidité redeviennent favorables, ces racines peuvent malgré tout, s'allonger et se ramifier, ce qui permet ainsi la reprise de la croissance de la plante.

AHO, DAUDET et VARTANIAN (1980) ont montré que la masse racinaire avait une croissance plus rapide que la masse foliaire lorsque les conditions atmosphériques étaient sèches.

Des plantes de *Sinapis alba* asséchées pendant 15, 20 et 25 jours et réarrosées ensuite ne montrent pas de différence significative avec les témoins en poids sec racinaire car, selon ATAYI (1980), les plantes asséchées peuvent compenser leur retard et rattrapent le niveau de la croissance des témoins après l'arrosage.

Quand l'humidité édaphique varie entre 3,5 % et 5,6 %, soit la capacité au champ, le diamètre du pivot au collet ne montre pas de différence significative en conditions atmosphériques de 50 % et 100 % d'humiditié relative. Par contre, à 12 mm du collet, il y a une diminution du diamètre plus importante à 100 % d'humidité relative, indépendamment des conditions hydriques édaphiques (VARTANIAN, 1977).

COUCHAT et al. (1978) ont mis en évidence que sur le même système racinaire, un stress hydrique peut provoquer chez le maïs une diminution très nette du diamètre des racines qui se trouvaient dans une couche sèche du sol (voir photo ci-contre).

Dans un sol sec, il y a probablement une augmentation de la production de "mucigel"* par les racines. Ce "mucigel" peut aider à retarder la dessiccation du méristème apical et maintenir la conductivité hydraulique

---

(*) *Le mucigel est un fourreau de nature mucilagineuse autour des racines jeunes et produit par celles-ci.*

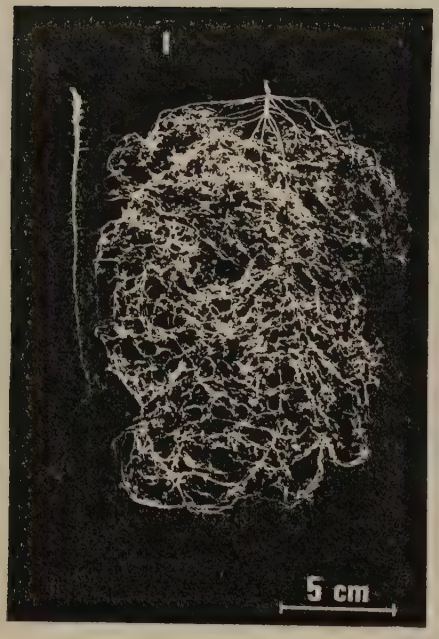
PLANCHE 4

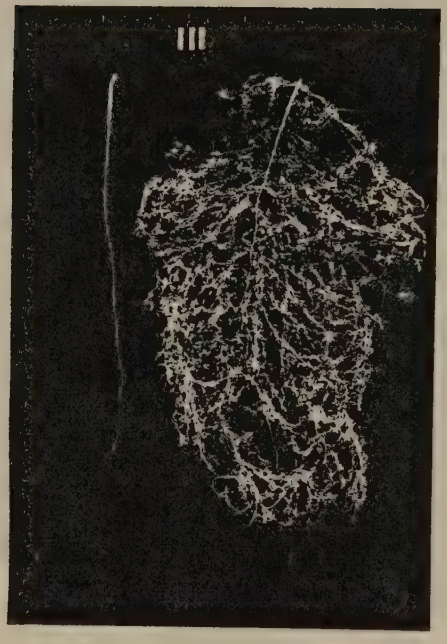
46 j · SN

PLANCHE 5

46 j · SN/H_2O

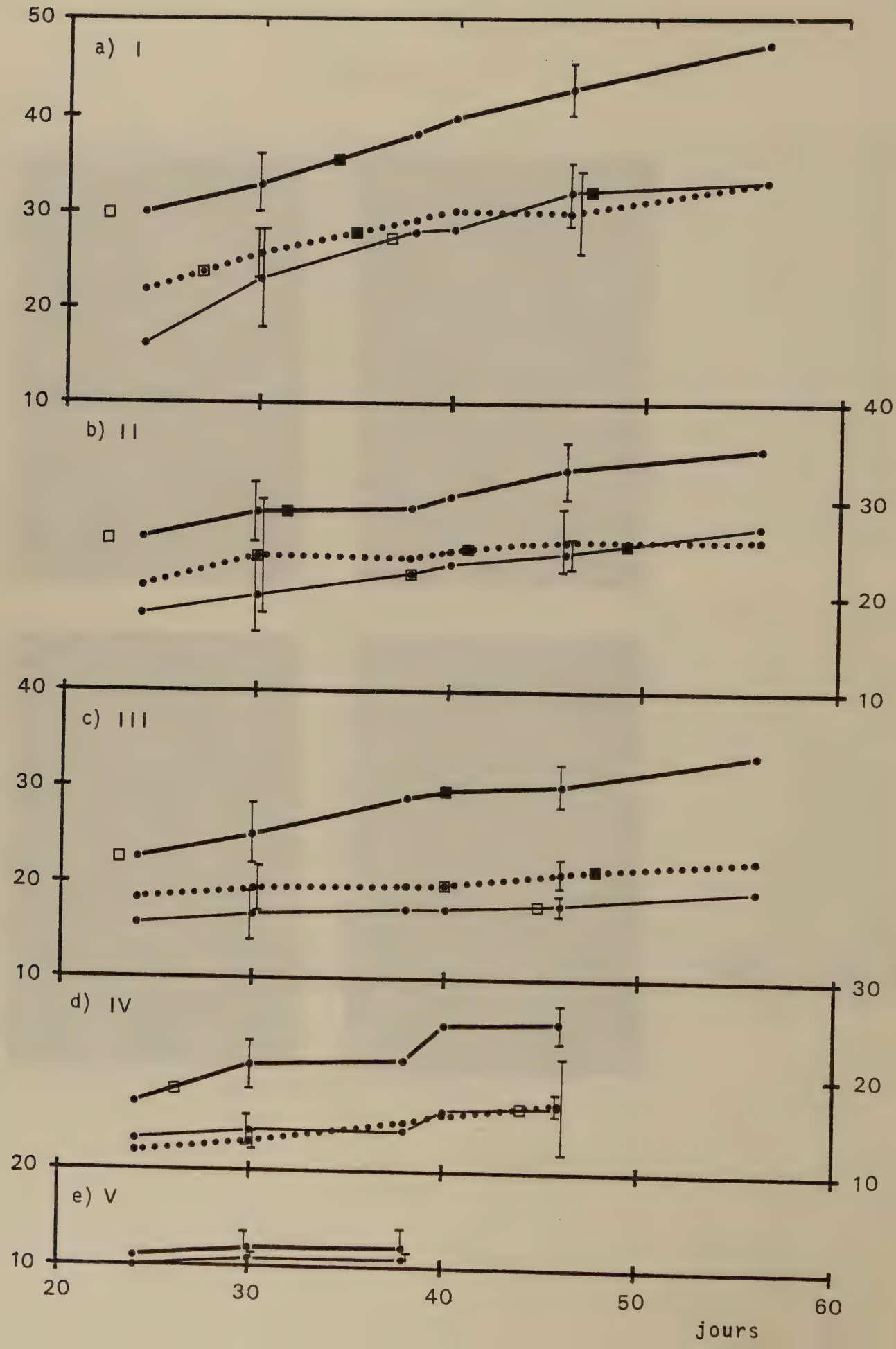
PLANCHE 6





46 j · H_2O

FIG. 4 - DIAMETRE DU PIVOT (en microm.)



entre les racines et le sol (DREW, 1978, 79). Sur des racines de *Pinus halepensis* et *Pinus resinosa*, DREW (1979) a également remarqué que, en reponse à un stress hydrique, l'extension racinaire cesse et les cellules étant au-dessus de la coiffe d la racine deviennent subereuses formant ainsi une couche continue avec l'endoderme. Quand le sol est réarrosé, les apex des racines seront capables de rompre cette couche subérisée et l'extension racinaire recommence quelques heures après.

Bien que la couche de "mucigel" et les poils mitigent l'influence du stress hydrique sur le système racinaire, il s'avère toujours que les racines se rétrécissent environ de 50 % quand leur potentiel tombe de -2 à -10 bars. Par contre, le sol ne se rétrécit pas dans les mêmes proportions (KLEPPER et TAYLOR, 1979).

1. Longueur du pivot

D'une façon générale, dans les trois milieux et quel que soit l'état nutritif de la plante, on ne peut pas considérer ce paramètre comme un indicateur du rythme des irrigations, car une irrigation superficielle (même quand la période entre deux irrigations est de 8 ou 16 jours) annule complètement la tendance du pivot à pénétrer en profondeur (planches 4, 5 et 6).

Dans le traitement V qui ne reçoit aucun apport hydrique, la croissance en longueur continue jusqu'à la mort des plantes.

2. Diamètre du pivot (Fig. 4)

Dans les trois milieux, le diamètre du pivot diminue d'autant plus que la période entre deux irrigations augmente. Ainsi ce paramètre peut être considéré comme un indice fiable pour lesrythmes d'irrigation (planches 4, 5, 6).

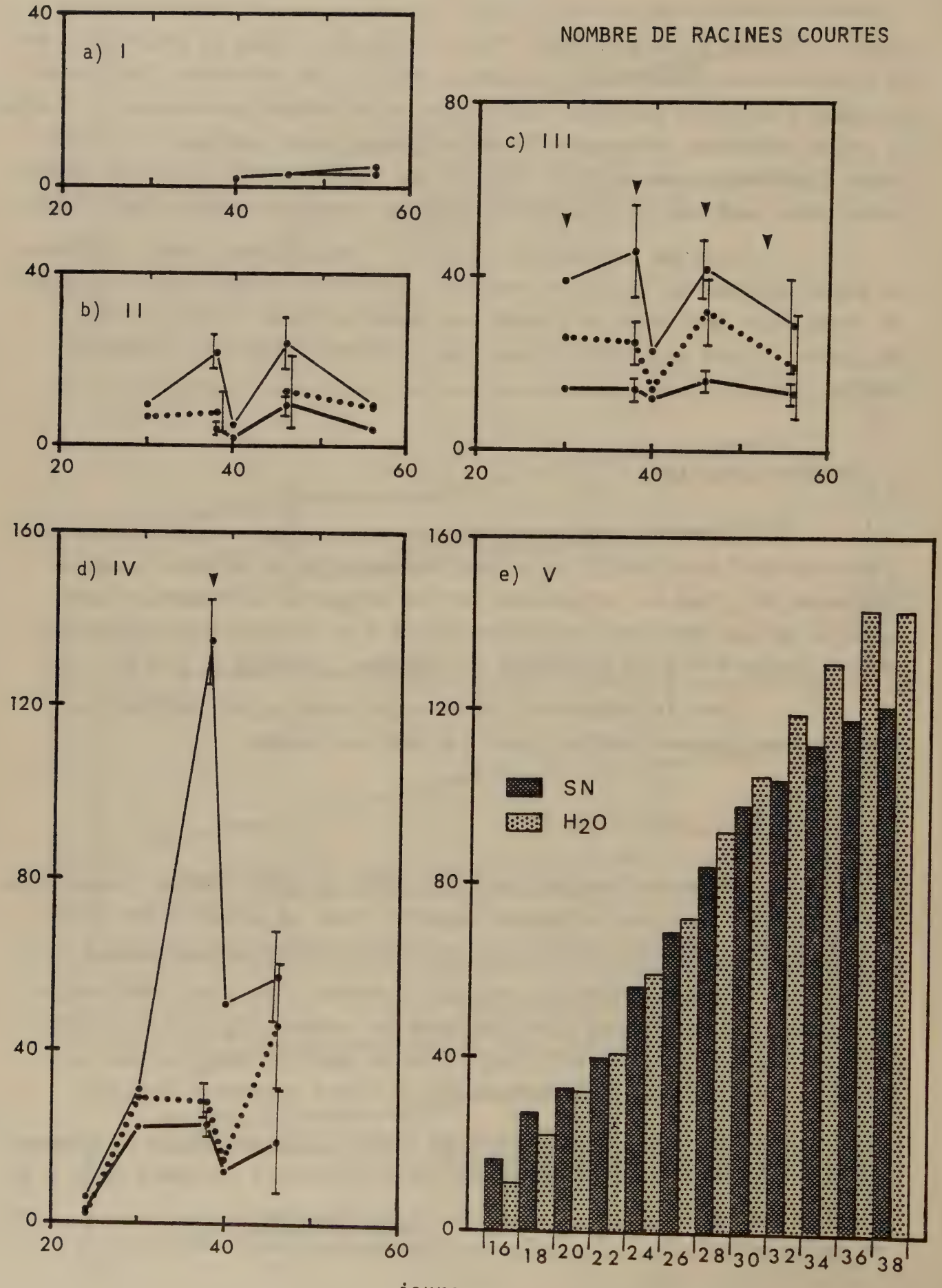
Un apport nutritif important favorise, d'une façon considérable, la croissance en diamètre du pivot dans tous les rythmes (fig. 4 a, b, c, d). Par contre, malgré une supériorité apparente, un apport nutritif initial ne montre pas de différence significative avec un apport uniquement hydrique.

Un apport nutritrif initial n'aurait pratiquement pas d'influence dans le traitement ne recevant aucune irrigation ultérieure (traitem.V, fig. 4 e).

- Diamètre maximum 47 micro. (I) du milieu riche, diamètre minimum 11 microm. (V) en milieu pauvre.

FIG. 5 -

NOMBRE DE RACINES COURTES



4. Racines latérales (d'ordre 1 > 8 cm de longueur)

Quelles que soient les conditions nutritives, les rythmes d'irrigation influencent considérablement la formation de racines latérales. Leur nombre diminue d'autant plus que la période entre deux irrigations augmente.

Un apport nutritif favorise nettement la formation de racines latérales lorsque les plantes sont fréquemment irriguées. Ainsi un apport nutritif n'aurait quasiment pas d'influence sur les plantes peu irriguées (tous les 16 jours) ou pas irriguées.

5. Racines courtes (Fig. 5)

L'apport nutritif inhibe la formation de ces racines quand la période entre deux irrigations augmente de manière particulièrement nette.

Quel que soit le rythme des irrigations (fig. 5 a, b, c, d), on remarque toujours une supériorité du nombre de racines courtes dans le milieu pauvre.

Dans le cas d'une sécheresse prolongée (fig. 5 e), on peut conclure que le modeste apport des éléments nutritifs a un faible rôle sur la formation de ces racines. Néanmoins, il inhibe légèrement leur formation à partir de 32 jours.

Dans les trois milieux, il y a une chute importante du nombre de racines courtes après l'irrigation, surtout en milieu pauvre. Quand le stress hydrique recommence, le système racinaire développe à nouveau des racines courtes jusqu'à l'irrigation suivante.

Tableau I a. VALEURS MOYENNES DE TOUS LES PRELEVEMENTS DES PARAMETRES CONCERNANT LA MORPHOLOGIE DES PLANTES

Traitem. / Paramètre	SN					SN / H_2O				H_2O				
	I	II	III	IV	V*	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V
HAUTEUR DE LA PLANTE - cm	23,9	17,1	12,9	8,4	5,5	44,9	25,7	12,0	7,8	32,9	25,4	9,6	5,4	4,3
NOMBRE DE FEUILLES	11,0	10,4	9,9	6,7	5,1	12,0	11,0	8,8	6,8	9,1	8,7	7,1	5,6	4,3
SURFACE FOLIAIRE - cm^2	218,3	157,8	85,1	39,2	13,3	57,2	57,7	44,9	29,6	30,5	28,6	24,0	16,8	9,4
LONGUEUR DU PIVOT - cm	28,6	28,5	29,1	32,4	26,4	21,0	23,7	23,9	23,7	28,3	30,4	28,6	28,8	31,5
DIAMETRE DU PIVOT -microm.	38,5	30,3	28,2	22,0	11,7	28,3	24,3	20,0	14,4	26,7	22,3	17,3	14,8	10,8
NOMBRE DE RAC.LATERALES	10,7	8,9	6,8	3,9	2,7	8,5	8,0	5,8	3,5	7,9	6,9	5,3	3,9	2,3
NOMBRE DE RAC.COURTES	2,2	5,6	13,9	15,7	63,2	2,8	9,1	22,4	29,6	4,1	14,0	35,8	56,3	106,9

V * = SN et SN/H_2O

Tableau I b. COMPARAISON ENTRE LES DIFFERENTS PARAMETRES CONCERNANT LA MORPHOLOGIE DES PLANTES

Traitem. / Paramètre	SN I	SN II	SN III	SN IV	SN V*	SN/H_2O I	SN/H_2O II	SN/H_2O III	SN/H_2O IV	H_2O I	H_2O II	H_2O III	H_2O IV	H_2O V
HAUTEUR DE LA PLANTE	↗	→	↘	↓	↙	↑	↗	↘	↓	↑	↗	↓	↙	↙
NOMBRE DE FEUILLES	↑	↑	↑	↗	→	↑	↑	↑	↗	↑	↑	↗	→	↓
SURFACE FOLIAIRE	↑	↑	↗	↘	←	→	→	↘	↓	↓	↓	↓	←	←
LONGUEUR DU PIVOT	↑	↑	↑	↑	↗	→	→	→	→	↑	↑	↑	↑	↑
DIAMETRE DU PIVOT	↑	↑	↗	→	←	↗	→	↘	↙	↗	→	↘	↓	←
NOMBRE DE RAC.LATERALES	↑	↑	→	↓	↙	↑	↗	↘	↓	↗	→	↘	↓	↙
NOMBRE DE RAC. COURTES	←	↙	↘	↘	↑	←	↓	→	↙	↙	↘	↗	↑	↑

V^{*} = SN et SN/H_2O

Ordre décroissant des valeurs dans le sens des aiguilles d'une montre :

↑ - ↑ - ↗ - → - ↘ - ↓ - ↙ - ← - ↖

valeur de référence (+)
(= valeur la plus élevée)

(-)

CONCLUSIONS (voir tableaux I a et b)

La morphologie de la plante est complètement modifiée, aussi bien par les rythmes d'irrigation que par les différentes conditions nutritives.

Avec un faible apport nutritif, les plantes évoluent morphologiquement d'une façon presque similaire à celles ayant un apport uniquement hydrique puisque le faible apport nutritif qui est fourni aux plantes au départ, est consommé rapidement.

Quel que soit l'état nutritif de la plante, plus la période entre deux irrigations augmente, plus la hauteur de la plante est réduite. Ces résultats sont en concordance avec ceux trouvés par VIEIRA DA SILVA (1973) sur *Gossypium hirsutum* et MARANI et LEVI (1973) qui ont montré que l'arrêt de l'irrigation a un effet immédiat sur la hauteur de la plante du cotonnier. Récemment, ATAYI (1980), sur *Sinapis alba*, a trouvé qu'une sécheresse, même de faible intensité, entraînait une diminution significative de l'élongation des tiges.

D'autre part, un apport nutritif important inhibe, d'une façon évidente, la hauteur de la plante chez celles qui sont régulièrement irriguées (voir planches 1, 2, 3).

Quel que soit l'état nutritif des plantes, la longueur des entre-nœuds est plus grande chez les plantes régulièrement irriguées ; ISHITOYA et NISHIMURA (1955) ont signalé le même phénomène sur le tabac.

Le nombre de feuilles n'est pas très touché par un stress hydrique modéré, quel que soit l'état nutritif de la plant et ce lorsque les plantes sont fréquemment irriguées (tous les 4 jours). Mais plus le stress s'accentue, plus le nombre est réduit. Dans le cas d'une sécheresse continue, le nombre est presque la moitié de celui des plantes très fréquemment irriguées (tous les 2 jours). Ces résultats divergent avec ceux trouvés par STOCKER (1961) car, selon lui, un manque modéré d'eau ralentit considérablement la formation des nouvelles feuilles. La raison de cette divergence est que les plantes soumises à un stress modéré dans un rythme

d'irrigation fixé (tous les 4 jours) s'adaptent à ce stress; donc leur nombre de feuilles n'est pas très touché. Mais dans le cas d'un stress hydrique sévère, le nombre de feuilles est considérablement réduit. Ceci a déjà été constaté par de nombreux auteurs dont SIMONIS (1947) sur *Trifolium incarnatum* et VIEIRA DA SILVA (1973) sur le cotonnier, CLOUGH et MILTHORPE (1975) sur le tabac et MARC et PALMER (1976) sur le tournesol. D'autre part, un apport nutritif, important ou faible, peut augmenter légèrement le nombre de feuilles des plantes très fréquemment et fréquemment irriguées (tous les 2 et 4 jours).

Un apport nutritif important augmente considérablement la surface foliaire dans tous les rythmes d'irrigation (la petite taille des feuilles dans les autres milieux est la raison de cette grande différence). Par ailleurs, la variation entre les différents rythmes est très importante.

Dans les milieux intermédiaire et pauvre, la différence est beaucoup moins grande entre les différents rythmes. Le nombre de feuilles n'est pas responsable de la diminution de la surface foliaire. Ces résultats sont à l'opposé de ceux de STOCKER (1961) qui a conclu que la diminution de surface foliaire était due à un nombre réduit de feuilles et de ceux d'ATAYI (1980) qui montre qu'une période de sécheresse de 15 jours ne modifie pas la surface foliaire par rapport aux témoins.

Cependant, nos résultats convergent avec ceux de MILTHORPE (1945) sur le lin et de MILFORD et LAWLOR (1975) sur la betterave sucrière qui ne trouvent aucun effet de la sécheresse sur la production de nouvelles feuilles quant à la diminution de la surface foliaire par la sécheresse. Cela a été confirmé par beaucoup d'auteurs et depuis longtemps (COMBES, 1946 ; VIEIRA DA SILVA, 1973 ; BUNCE, 1978).

Dans les trois milieux on observe que, plus le stress hydrique s'accentue, plus l'intensité du vert des feuilles est prononcée. Cela est plus évident dans le milieu riche. Des observations similaires ont été faites par BOYER (1975) sur le lin ; la raison en est pour BOYER que ces feuilles ont une teneur en chlorophylle (A et B) plus grande que les feuilles témoins. Ceci rejoint

les résultats obtenus par MOUSSEAU et DUFOUR (1972) sur le *Teucrium scorodonia*.

La longueur du pivot montre peu de variation, aussi bien par l'effet des rythmes d'irrigation que par l'état nutritif de la plante. Contrairement aux résultats de FOULDS (1978) sur *Medicago lupulina* qui montre que la longueur maximale se manifeste dans des conditions de sécheresse et ceux de WANGERMANN (1961) qui observe une stimulation de croissance en racines après un stress hydrique du sol. Cette contradiction pourrait résulter du volume de terre limité par le volume du pot ou, comme il a été déjà indiqué, de l'irrigation superficielle qui annule complètement la tendance du pivot à pénétrer en profondeur quel que soit l'état nutritif de la plante.

Le diamètre maximum du pivot se trouve chez les plantes recevant le plus fréquemment un apport hydrique et le maximum d'apport nutritif. Des résultats semblables ont été trouvés par COUCHAT et al. (1978) sur le maïs. COLE et ALSTON (1974) ont observé qu'un stress hydrique modéré réduit le diamètre de la racine du blé de l'ordre de 60 %. Par contre, BARBER (1979) souligne que la longueur et le diamètre racinaire varient en fonction du milieu. Si le milieu est difficile à pénétrer, les racines ont un diamètre élevé et sont moins longues que dans un milieu de pénétration plus facile. Cette relation n'a pas été remarquée dans les expériences présentes.

Plus la période entre deux irrigations augmente, plus le nombre de racines latérales diminue. Cela est confirmé par les résultats trouvés par VARTANIAN (1977), bien qu'il y ait une différence entre le nombre de racines trouvées dans les deux cas (on a tenu compte des racines latérales d'ordre 1 qui sont supérieures à 8 cm).

Plus le milieu est riche en éléments nutritifs, plus le nombre de racines latérales augmente, notamment chez les plantes irriguées tous les 2, 4 et 8 jours.

Quel que soit l'état nutritif de la plante, le nombre de racines courtes tubérisées augmente d'autant plus que la période

entre deux irrigations est longue. Dans le cas d'une sécheresse prolongée, le nombre de racines courtes est plus élevé. Ces résultats sont semblables à ceux trouvés par VARTANIAN (1977) et ATAYI (1980).

Le rôle des éléments minéraux sur la formation de racines courtes est particulièrement inhibant. Leur nombre donc diminue d'autant plus que l'apport nutritif augmente.

FIG. 6 - POIDS FRAIS - PARTIES AERIENNES (en g)

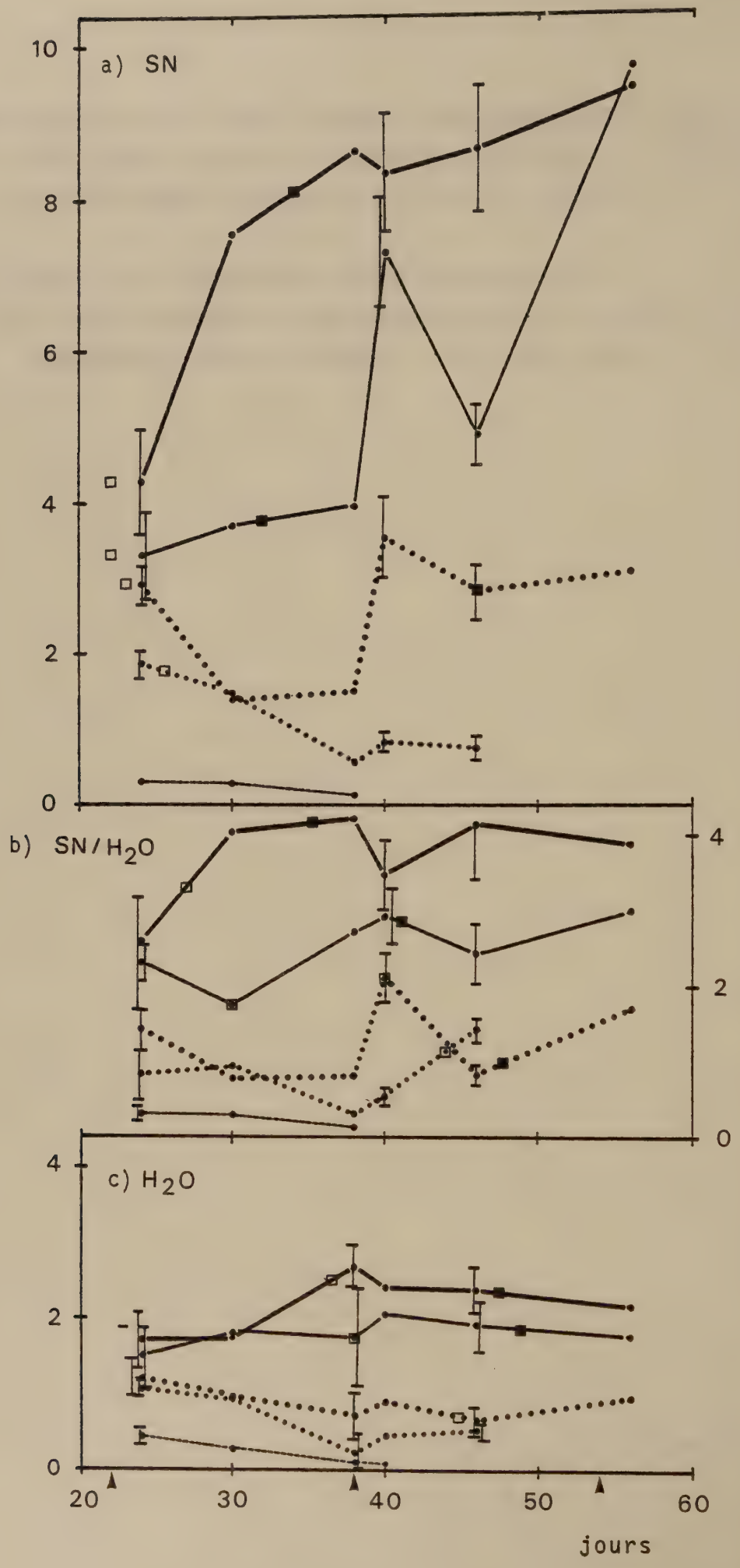
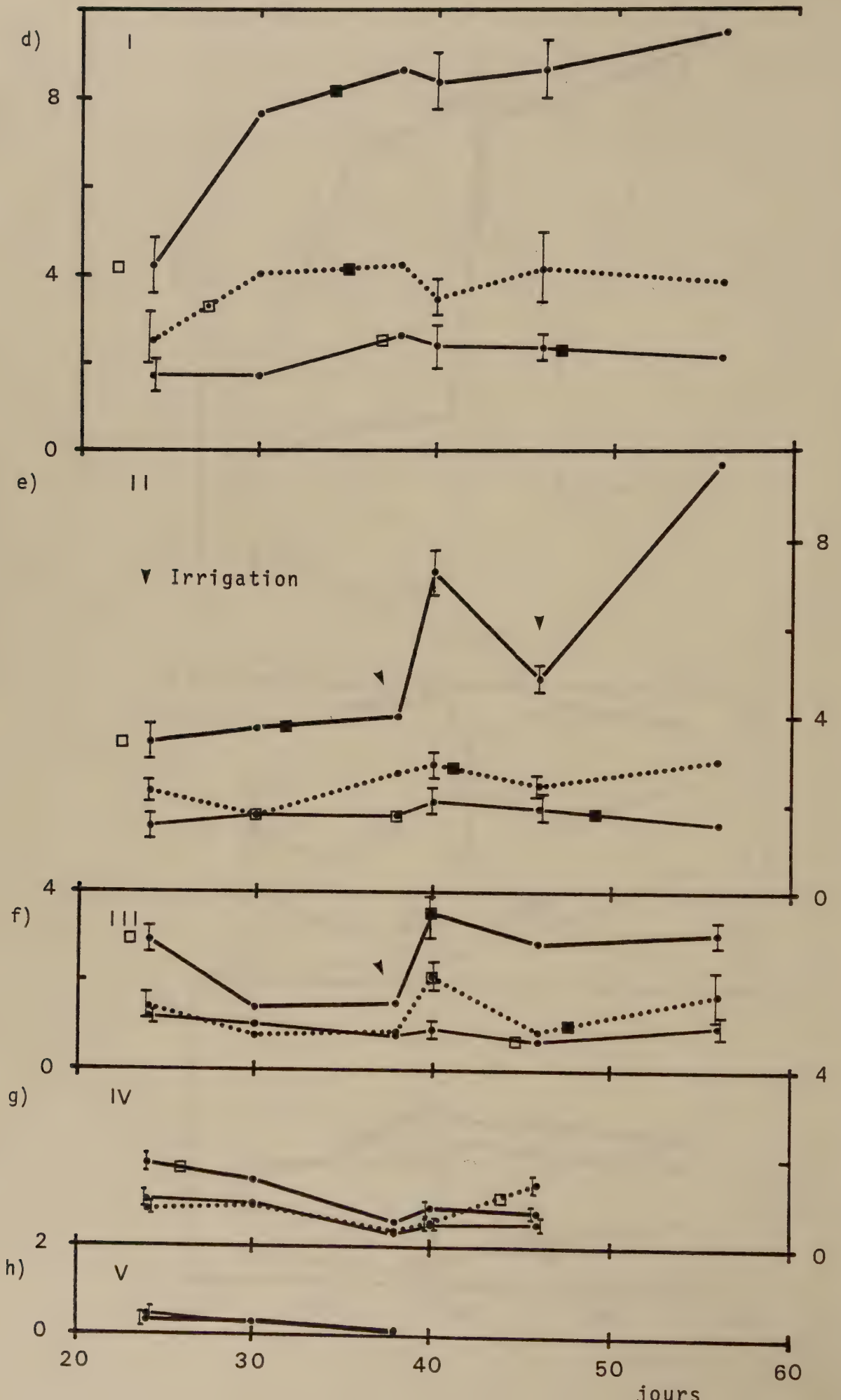


FIG. 6 - POIDS FRAIS - PARTIES AERIENNES (en g)



III - CROISSANCE ET ANALYSE DE CROISSANCE

A - CROISSANCE

1. Poids frais - Parties aériennes (Fig. 6)

Quelles que soient les conditions nutritives, on peut distinguer généralement deux ensembles de traitements (fig. 6 a, b, c) :

- Les traitements fréquemment irrigués (I et II) montrent une différence significative seulement lorsque les plantes de traitement II se trouvent au 4ème jour après l'irrigation (30, 38 et 46 jours). Ceci se trouve notamment dans les milieux riche et intermédiaire.

- Les traitements peu irrigués (III et IV) qui ne montrent que parfois une différence significative, surtout dans le milieu riche, ont une influence similaire dans les milieux intermédiaire et pauvre.

Les variations entre les trois conditions nutritives se traduisent par une différence hautement significative lorsque les plantes sont très fréquemment irriguées (tous les 2 jours, fig. 6 d). La différence devient de moins en moins significative lorsque l'intervalle entre deux irrigations augmente (fig. 6 e, f et g) et disparaît totalement dans le cas d'une sécheresse prolongée (fig. 6 h).

Dans un rythme d'irrigation de 16 jours (fig. 6 g), où les plantes sont particulièrement touchées par la sécheresse, l'utilité d'un apport nutritif important disparaît à partir de 40 jours, puisqu'on ne pourrait obtenir une augmentation supplémentaire en poids frais des organes aériens.

Le tableau ci-après montre la contribution en pourcentage du poids frais-tige et du poids frais-feuilles dans la constitution du poids frais-parties aériennes. Il faut préciser qu'avec un apport nutritif important, le poids frais-feuilles est favorisé. Ceci dans tous les rythmes d'irrigation et quels que soient les stades du développement (à l'exception des plantes irriguées tous les 16 jours, où le poids frais-tige dépasse légèrement celui des feuilles à partir de 40 jours).

Par contre, avec un faible apport nutritif ou un apport uniquement hydrique, la contribution de chaque paramètre change en fonction des rythmes

et des stades du développement : dans les traitements fréquemment irrigués (I et II), on constate que le pourcentage du poids frais-tige augmente d'autant plus que les plantes vieillissent, alors que dans les traitements peu ou pas irrigués (III, IV et V), c'est le poids frais-feuilles qui a l'avantage dans presque tous les stades du développement ; sauf à 30 jours, 8 jours après l'irrigation, dans les traitements III et IV, c'est le poids frais-tige qui est favorisé.

Tableau II. POIDS FRAIS-TIGE et POIDS FRAIS-FEUILLES en POURCENTAGE du POIDS FRAIS-TOTAL

prélèvem. / traitements		24 jours		30 jours		38 jours		40 jours		46 jours		56 jours	
		T	F	T	F	T	F	T	F	T	F	T	F
SN	I	30	70	35	65	43	57	48	52	45	55	39	61
	II	31	69	33	67	34	66	33	67	37	63	27	73
	III	20	80	33	67	29	72	36	64	37	63	35	65
	IV	21	79	26	74	37	63	57	43	59	41	--	--
	V	20	80	34	66	19	81	--	--	--	--	--	--
SN/H_2O	I	32	68	48	52	63	37	69	31	74	26	91	09
	II	25	75	66	34	38	62	43	57	59	41	76	24
	III	20	80	64	36	27	73	24	74	33	67	33	67
	IV	18	82	73	27	17	83	41	59	33	67	--	--
	V	20	80	34	66	19	81	--	--	--	--	--	--
H_2O	I	33	67	39	61	60	40	62	38	76	24	86	14
	II	26	74	42	58	43	57	50	50	68	32	80	20
	III	22	78	30	70	28	72	28	72	39	61	31	69
	IV	22	78	18	82	21	79	35	65	31	69	--	--
	V	19	81	15	85	24	76	20	80	--	--	--	--

T = *poids frais-tige*

F = *poids frais-feuilles*

FIG. 7 - BIOMASSE AERIENNE (en g)

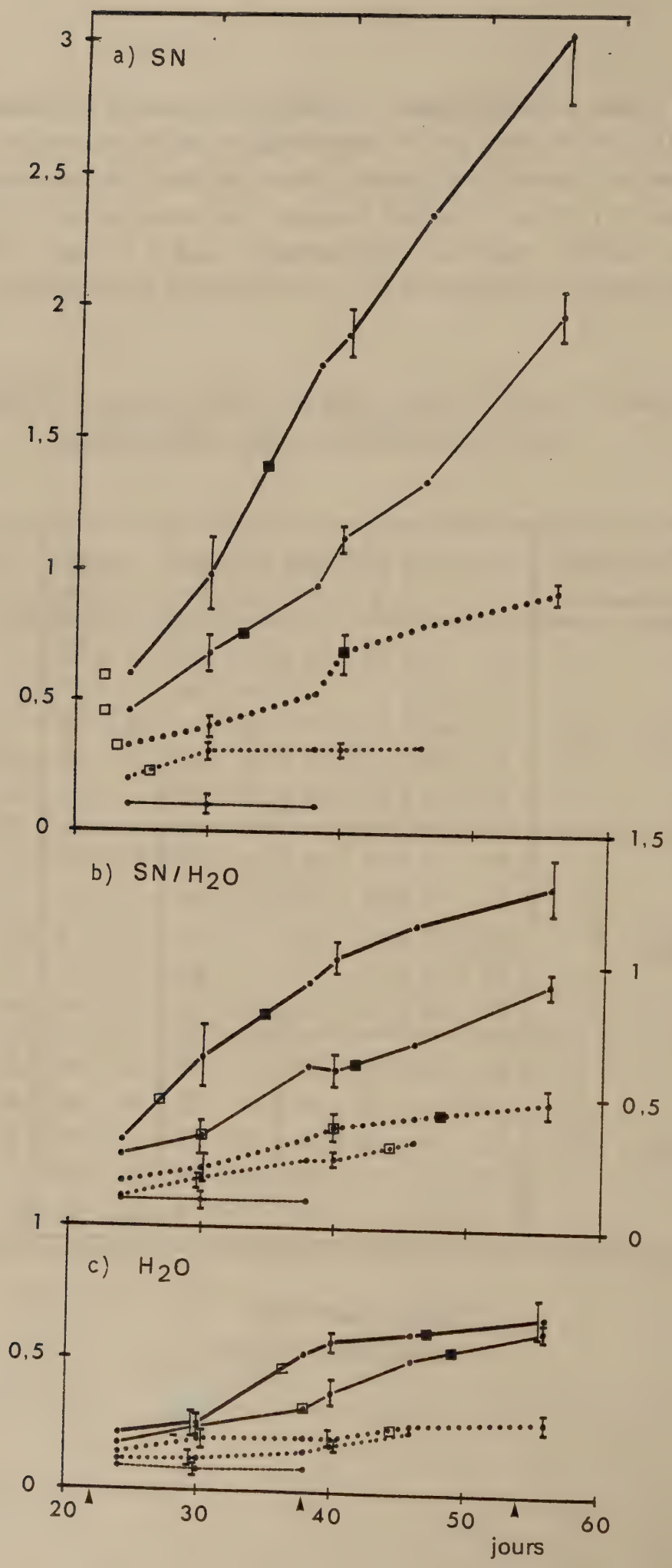
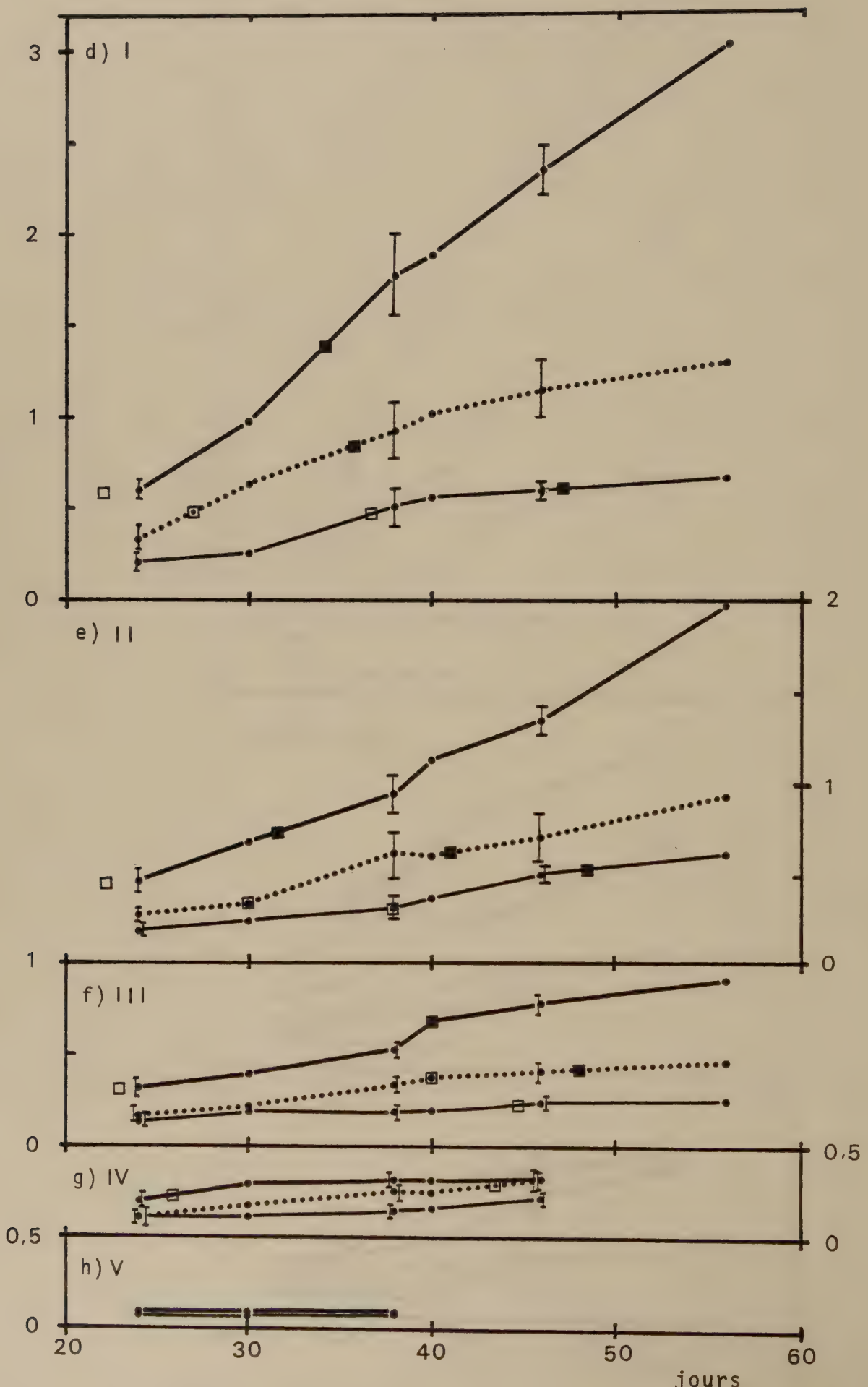


FIG. 7 - BIOMASSE AERIENNE (en g)



2. Biomasse aérienne (Fig. 7)*

Dans le milieu riche (fig. 7 a), le rythme d'irrigation joue un rôle particulièrement net : plus la période entre deux irrigations augmente, plus le poids sec diminue. La différence entre tous les traitements est hautement significative au cours de l'expérience. La biomasse aérienne du traitement IV atteint son maximum 8 jours après la première irrigation (à 30 jours). Après cet âge-là, un apport hydrique n'a aucuneutilité, puisqu'on n'observe pratiquement pas d'augmentation supplémentaire de matière sèche aérienne.

Dans le milieu intermédiaire (fig. 7 b), le rythme montre une influence aussi nette que dans le milieu riche lorsque les plantes sont fréquemment irriguées (tous les 2 et 4 jours). Ceci est moins évident dans les autres traitements.

Bien que la différence soit parfois significative entre les traitements dans le milieu pauvre (fig. 7 c), on note néanmoins que les rythmes de 2 et 4 jours ont pratiquement la même influence sur la biomasse aérienne. Chez les plantes irriguées tous les 8 et 16 jours, la différence est encore moins nette et l'écart entre ces deux traitements est beaucoup moins grand que dans les deux autres milieux.

A 24 jours, 2 jours après l'intervention de la première irrigation générale, on n'observe aucune différence significative entre les plantes des traitements III et IV dans les milieux intermédiaire et pauvre. Ceci signifie que les plantes irriguées tous les 16 jours n'ont pas pu profiter d'un apport hydrique (l'eau distillée) dans les 48 heures suivant l'irrigation. Par contre, un apport hydrique nutritif (la solution nutritive) a eu un effet sur les plantes du milieu riche pendant le même intervalle de 48 heures.

Dans des rythmes d'irrigation de 2 et 4 jours (fig. 7 d et e), l'apport nutritif, modéré ou important, joue un rôle déterminant. Avec un rythme de 8 jours (fig. 7 f), un faible apport n'a pas d'influence au début de la croissance. Par contre, l'effet d'un apport nutritif, qu'il soit faible ou important, disparaît au fur et à mesure que les plantes vieillissent lorsqu'elles sont irriguées tous les 16 jours (fig. 7 g). Il n'y a aucune influence sur les plantes au cours d'une sécheresse prolongée (fig. 7 h).

Les observations du tableau ci-après nous permettent de constater que les feuilles et les tiges sont différemment affectées, aussi bien par les conditions nutritives que par les conditions hydriques : quels que soient les

---

* *Il s'agit de la matière sèche obtenue à 105° C.*

rythmes d'irrigation, l'évolution de la biomasse aérienne dans le milieu riche (SN) est déterminée par celle de la biomasse foliaire.

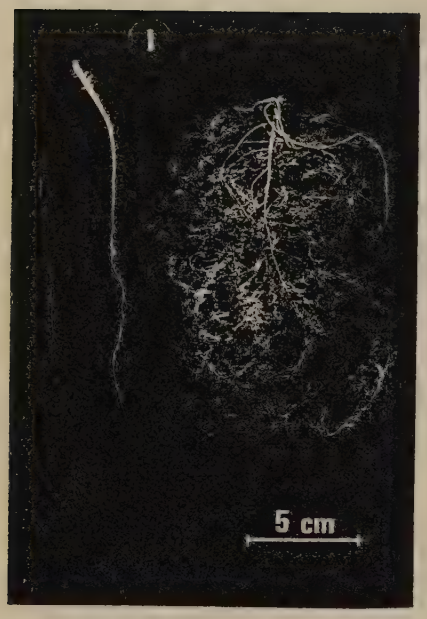
Dans les milieux intermédiaire et pauvre (SN/H_2O et H_2O), lorsque les plantes sont très fréquemment irriguées (I), c'est la matière sèche des tiges qui détermine la biomasse aérienne et ceci au fur et à mesure que les plantes vieillissent. Il est à remarquer que le rôle du poids sec-tige commence plus tôt dans le milieu intermédiaire (à 30 jours). En ce qui concerne les plantes fréquemment irriguées (II), la matière sèche foliaire est plus favorisée dans ces deux milieux jusqu'à l'âge de 40 jours. Au-delà de cet âge-là, une légère supériorité en faveur du poids sec-tige se manifeste et se prolonge jusqu'à la fin de la croissance. Par contre, chez les plantes peu irriguées (III, IV), le poids sec foliaire montre une supériorité évidente au cours de l'expérience. La biomasse aérienne des plantes soumises à une sécheresse prolongée est totalement déterminée par la biomasse foliaire au cours de leur vie, quelles que soient les conditions nutritives.

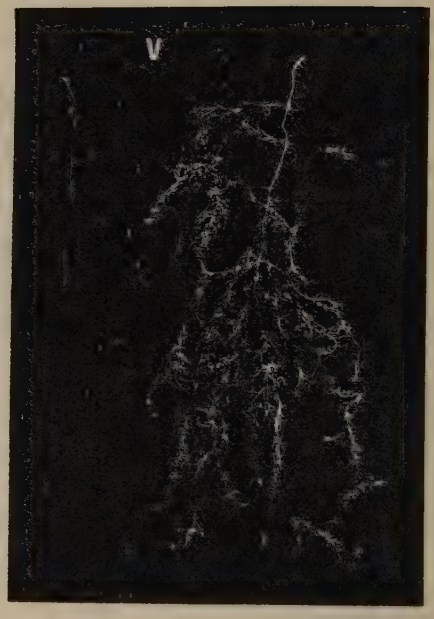
Tableau III. POIDS SEC-TIGE et POIDS SEC-FEUILLES en POURCENTAGE de la BIOMASSE AERIENNE

prélèvem. / traitements		24 jours		30 jours		38 jours		40 jours		46 jours		56 jours	
		T	F	T	F	T	F	T	F	T	F	T	F
SN	I	25	75	32	68	45	55	49	51	41	59	38	62
	II	27	73	32	68	32	68	38	62	35	65	29	71
	III	22	78	28	72	26	74	32	68	30	70	27	73
	IV	18	82	24	76	29	71	27	73	24	76	--	--
	V	19	81	20	80	18	82	--	--	--	--	--	--
SN/H_2O	I	26	74	53	47	64	36	67	33	69	31	81	19
	II	20	80	31	69	38	62	40	60	50	50	66	34
	III	18	82	21	79	25	75	22	78	31	69	28	72
	IV	19	81	17	83	18	82	19	81	27	73	--	--
	V	19	81	20	80	18	82	--	--	--	--	--	--
H_2O	I	28	72	38	62	58	42	40	60	71	29	67	33
	II	20	80	39	61	37	63	42	58	52	48	53	47
	III	18	82	30	70	23	77	19	81	45	55	13	87
	IV	19	81	18	82	10	90	18	82	15	85	--	--
	V	18	82	15	85	19	81	19	81	--	--	--	--

T = *poids sec-tige* F = *poids sec-feuilles*

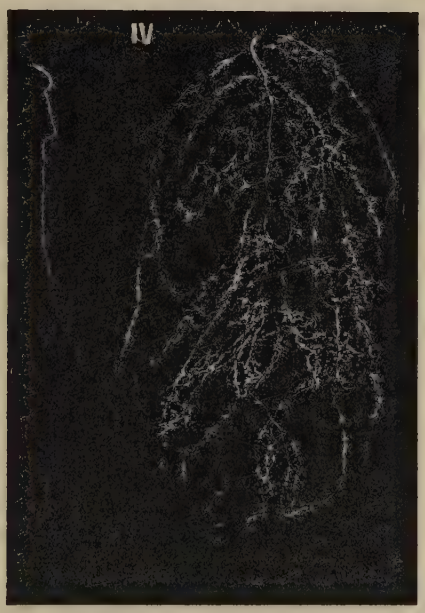
PLANCHE 7





38 j · SN

PLANCHE 8



38 j · SN/H_2O

PLANCHE 9

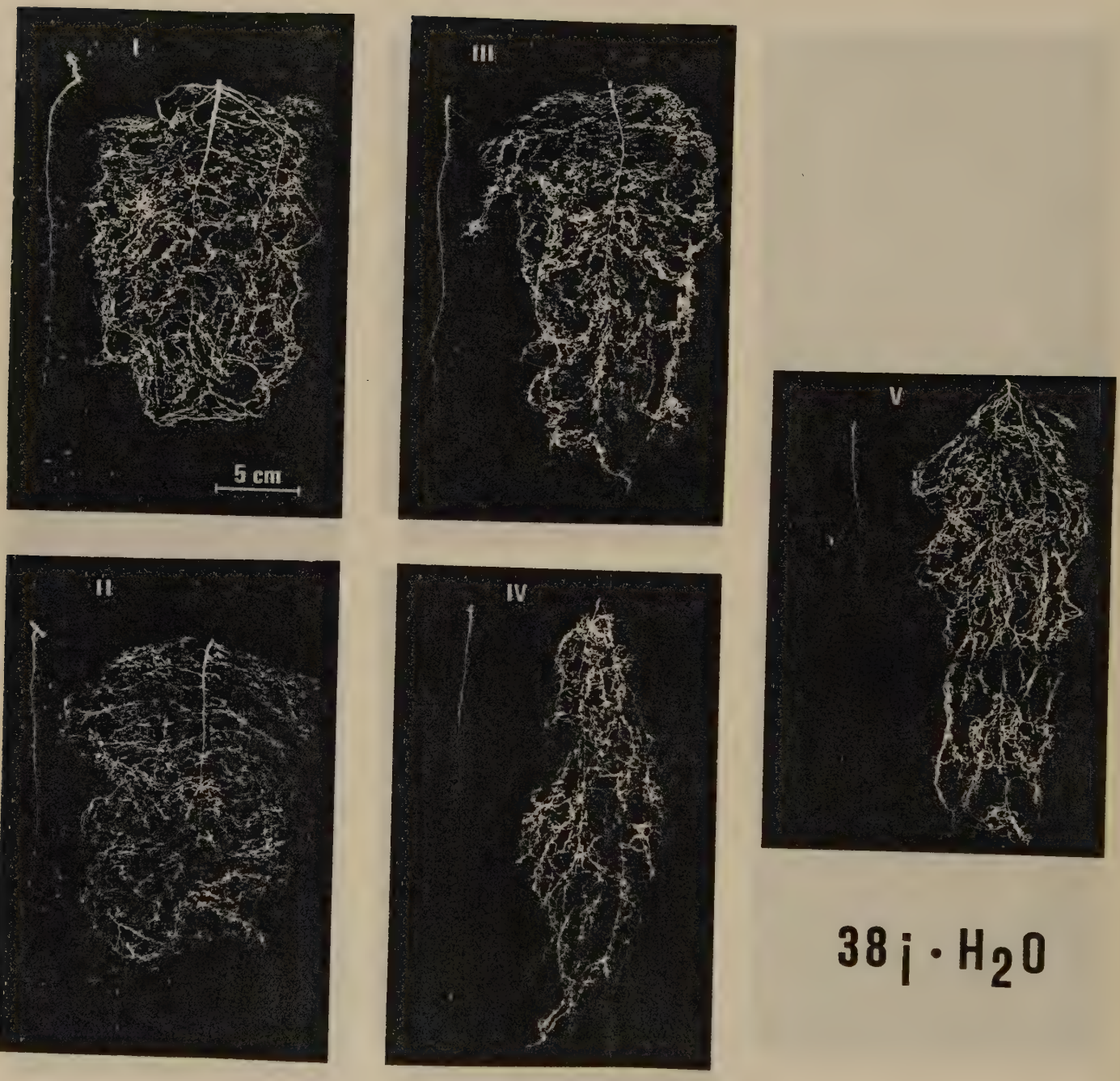


FIG. 8 - BIOMASSE SOUTERRAINE (en g)

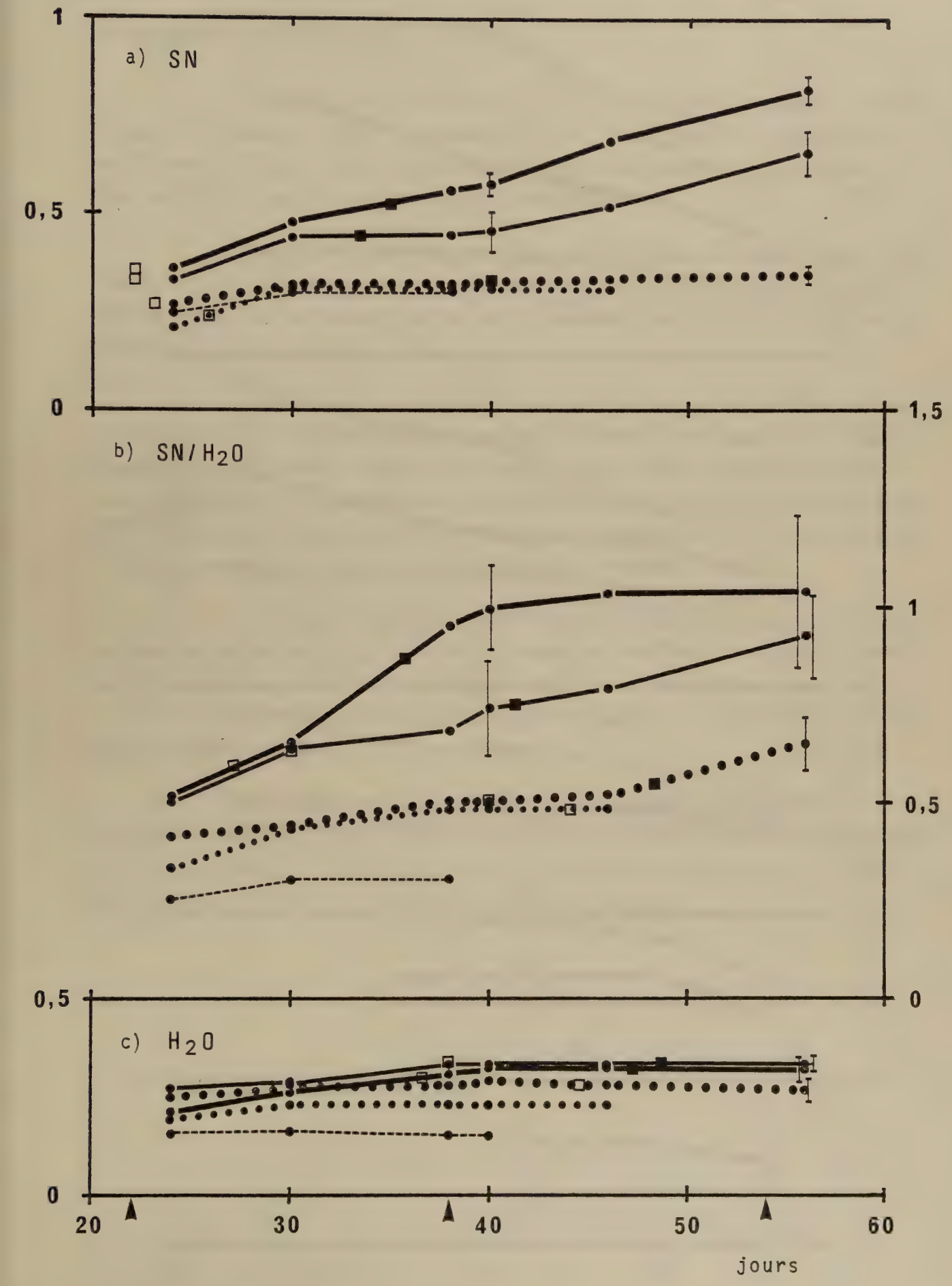
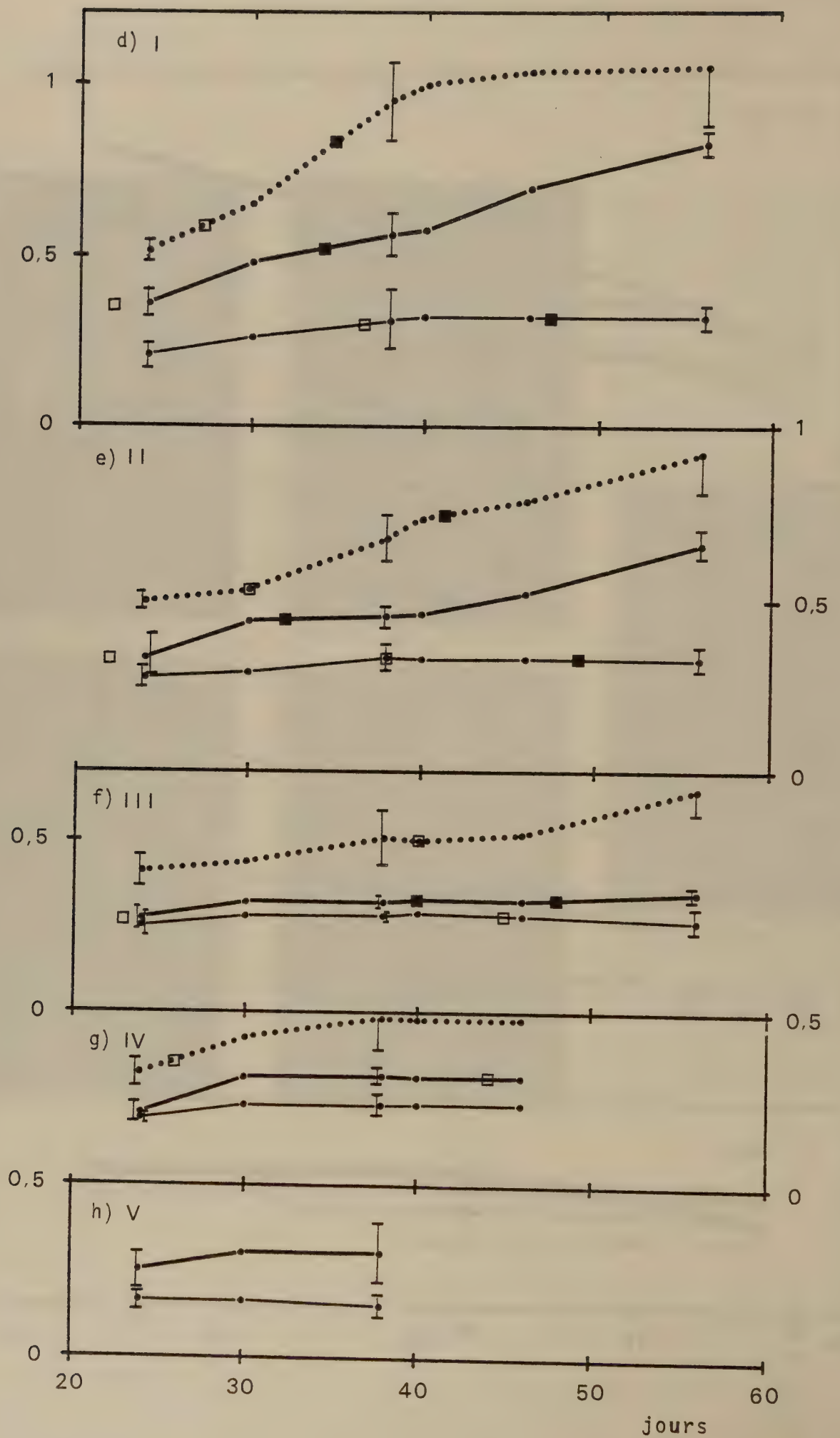


FIG. 8 - BIOMASSE SOUTERRAINE (en g)



3. Biomasse souterraine (Fig. 8)

Dans le milieu riche (fig. 8 a), l'évolution s'oriente vers deux groupes d'ensembles : les traitements I et II, d'une part et le reste des traitements, d'autre part. La différence entre ces deux groupes devient de plus en plus significative au cours du vieillissement.

Le milieu intermédiaire (fig. 8 b) montre un comportement semblable à celui du milieu riche à l'exception d'une différence assez significative entre les traitements le moins fréquemment irrigués (III et IV) et le traitement sans irrigation (V).

Dans le milieu pauvre (fig. 8 c), quels que soient les rythmes d'irrigation, et à partir de 38 jours, on n'observe pratiquement pas d'augmentation de la matière sèche souterraine. Donc, un apport hydrique supplémentaire, à partir de cet âge-là, n'aurait presque pas d'utilité. Il faut noter que le même phénomène se manifeste avec des rythmes de 2 et 16 jours dans le milieu intermédiaire et de 8 et 16 jours dans le milieu riche.

Un apport nutritif modéré stimule considérablement la formation de matière sèche racinaire, quels que soient les rythmes d'irrigation, même dans le cas d'une sécheresse prolongée (fig. 8 d, e, f, g, h et planches 7, 8 et 9). Donc, l'effet de l'apport nutritif modéré n'a pas été annulé par une sécheresse sévère.

Un apport nutritif important a des effets moins marqués. La différence entre les trois milieux est évidente lorsque les plantes sont irriguées tous les 2 et 4 jours (fig. 8 d et e) mais elle est de moins en moins nette quand la période entre deux irrigations augmente.

FIG. 9 - BIOMASSE TOTALE (en g)

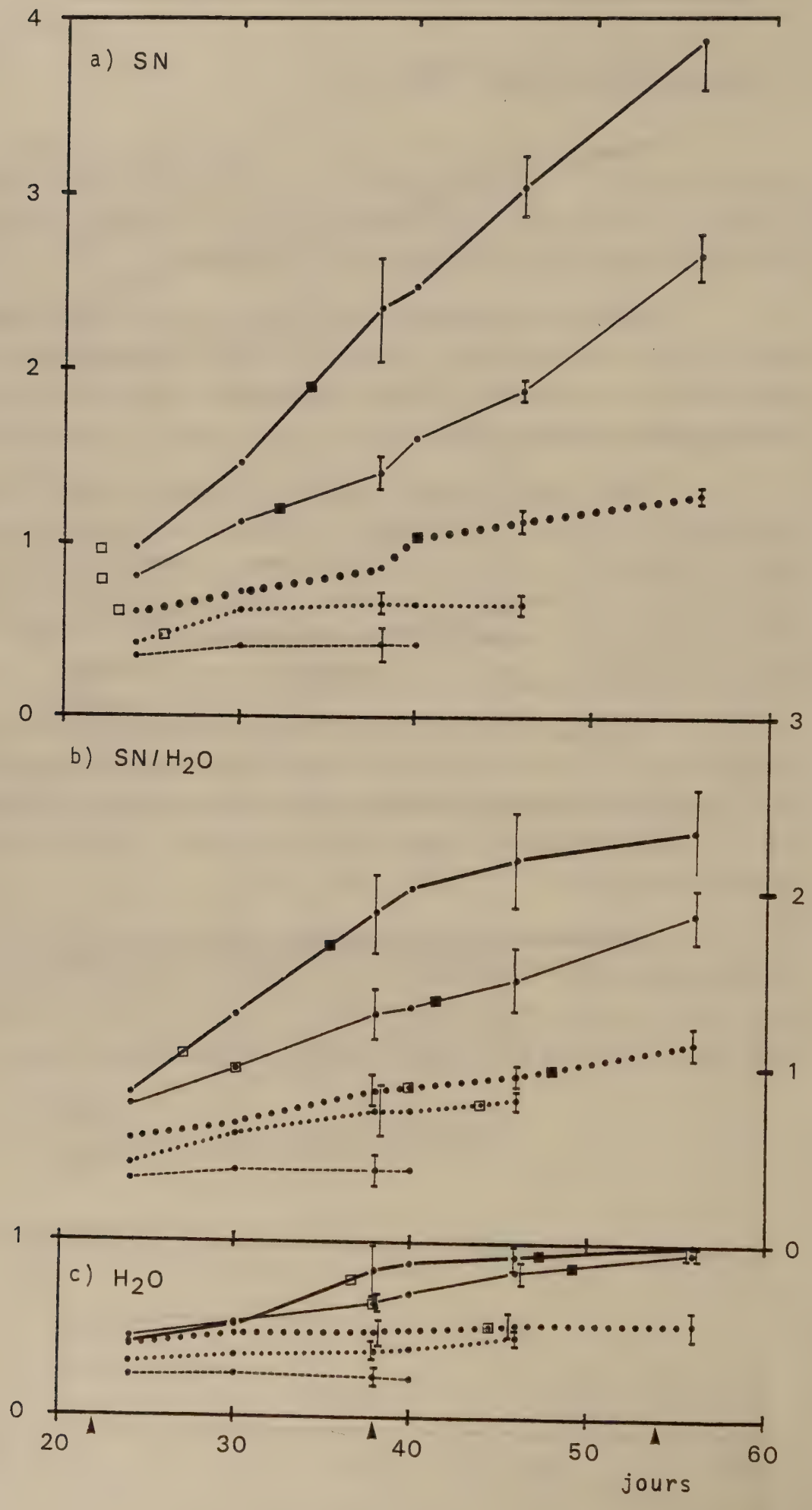
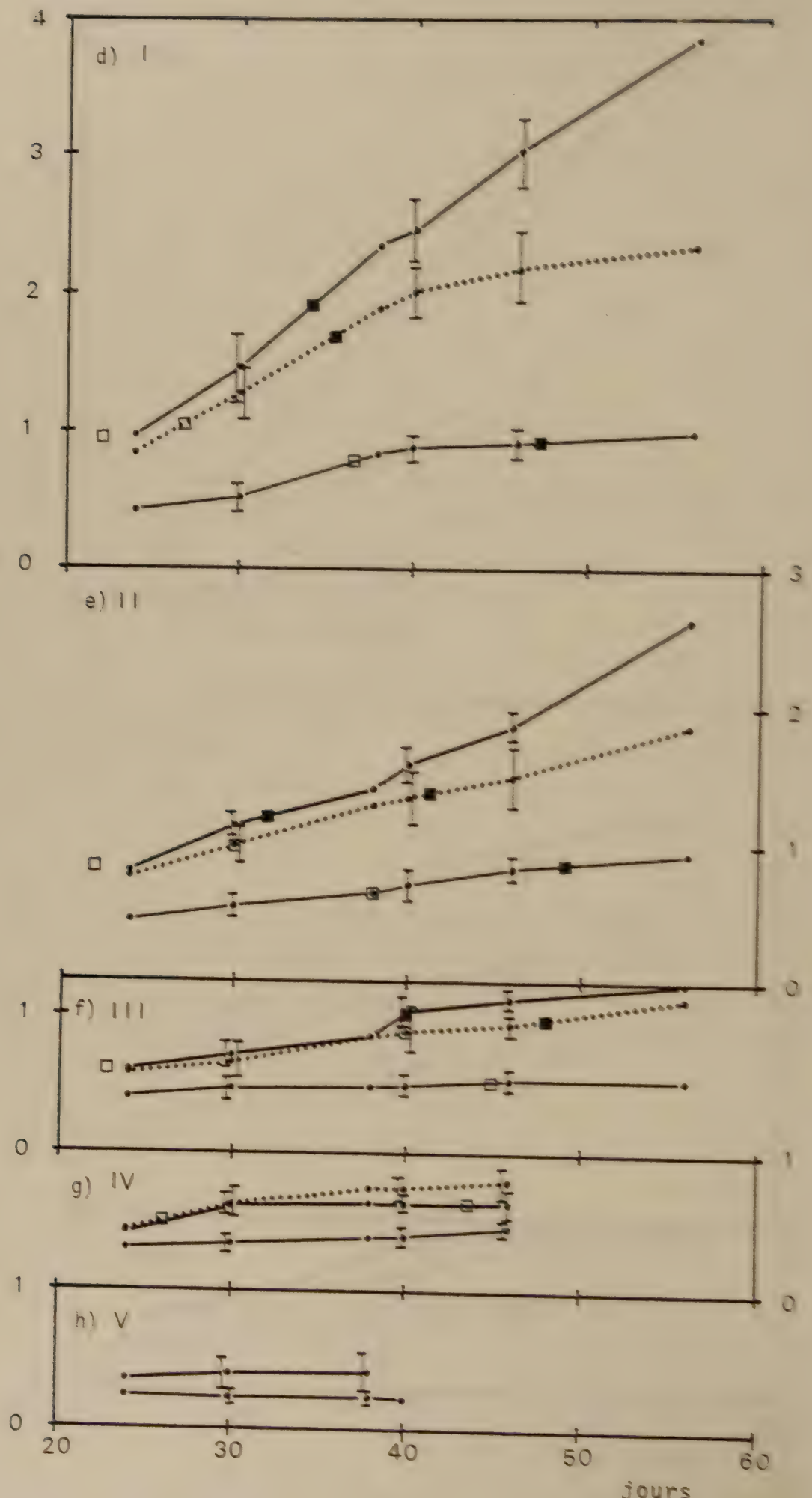


FIG. 9 - BIOMASSE TOTALE (en g)



4. Biomasse totale (Fig. 9)

(parties aériennes et souterraines)

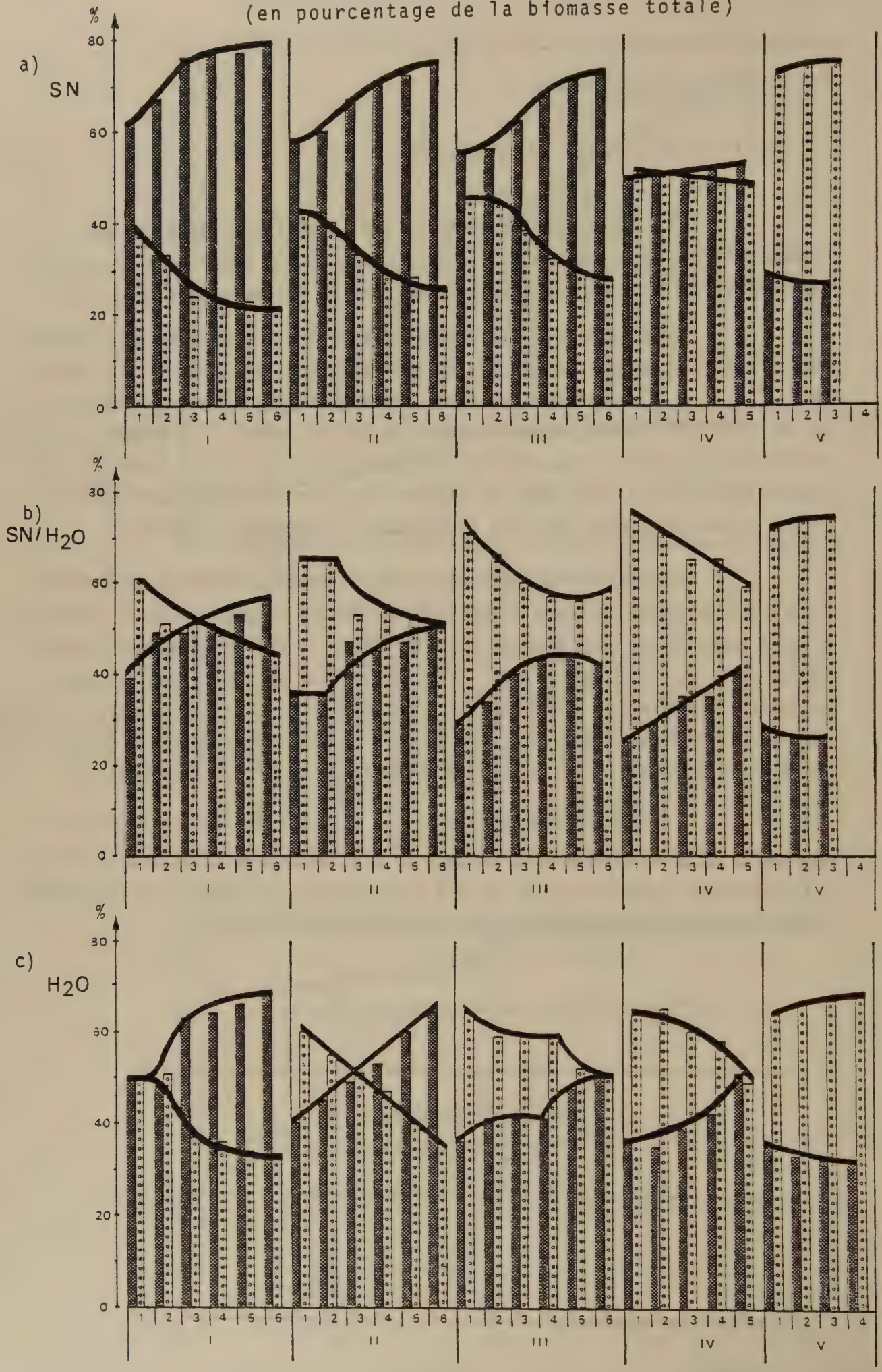
On observe des différences très significatives entre les rythmes d'irrigation dans le milieu riche (fig. 9 a), moins dans le milieu intermédiaire (fig. 9 b) et encore moins dans le milieu pauvre (fig. 9 c).

Un apport nutritif important entraîne une réponse particulièrement positive chez les plantes des rythmes d'irrigation de 2, 4 et 8 jours (fig. 9 d, e et f). Un apport nutritif, même modéré, améliore la formation de matière sèche totale comparativement au milieu pauvre : la biomasse totale formée est quatre fois plus élevée chez les plantes du milieu riche et deux fois et demie plus élevée chez les plantes du milieu intermédiaire que chez celles du milieu pauvre dans les traitements fréquemment irrigués.

La différence entre les plantes des milieux riche et intermédiaire est de moins en moins significative lorsque la période entre deux irrigations augmente et elle bascule même en faveur de celles du milieu intermédiaire avec un rythme de 16 jours (fig. 9 g). Ceci est dû à une biomasse racinaire plus élevée. Donc, une forte concentration nutritive n'aurait pratiquement aucune influence dans des rythmes de 8 jours et surtout de 16 jours puisqu'il n'y a aucune différence significative avec le milieu intermédiaire.

La supériorité des plantes du milieu à faible apport nutritif comparée à celles du milieu pauvre dans le traitement sec (fig. 9 h) est due à la biomasse souterraine, car on n'a pratiquement pas observé de différences significatives entre ces deux milieux en biomasse aérienne.

FIG. 10 - DISTRIBUTION DE MATIERE SECHE ENTRE ORGANES AERIENS (A) ET SOUTERRAINS (S) (en pourcentage de la biomasse totale)



5. Distribution de matière sèche entre organes aériens (A) et souterrains (S) (Fig. 10)

Dans tous les rythmes, un apport nutritif important (fig. 10 a) augmente le pourcentage de A aux dépens de S au cours du temps. Les rythmes de 2, 4 et 8 jours montrent une augmentation nette de A et une diminution de S, le rythme de 16 jours suit moins clairement cette évolution.

Bien que le comportement observé avec un apport nutritif important persiste avec un apport nutritif modéré (fig. 10 b), on constate toutefois que le pourcentage de S est favorisé. Ceci ne se maintient pas au cours du vieillissement dans des rythmes de 2 et 4 jours, mais il reste cependant important dans des rythmes de 8 et 16 jours.

Dans le milieu ne recevant aucun apport nutritif (fig. 10 c) et qui montre d'ailleurs la même évolution que les deux autres milieux, on observe que le pourcentage de A s'accentue et dépasse celui de S au cours du vieillissement, dans des rythmes de 2 et 4 jours, malgré l'avantage de S au début de la croissance. Dans les rythmes de 8 et 16 jours, le pourcentage de A rattrape celui de S au cours de la vieillesse (à 46 jours).

Dans le traitement ne recevant aucun apport hydrique ultérieur, les résultats sont tout à fait inverses car la sécheresse affecte plus sévèrement les organes aériens, d'où une diminution en pourcentage par rapport au poids sec total au cours de la vieillesse.

Quel que soit l'état nutritif des plantes et dans tous les rythmes d'irrigation, on peut constater une augmentation de A et une diminution de S au cours du temps. Il faut toutefois préciser que dans un rythme d'irrigation donné, la distribution de matière sèche entre ces deux organes est modifiée, soit par l'apport hydrique, soit par l'apport nutritif.

6. Rapport A/S (parties aériennes, A /parties souterraines, S)

a) Rappel bibliographique

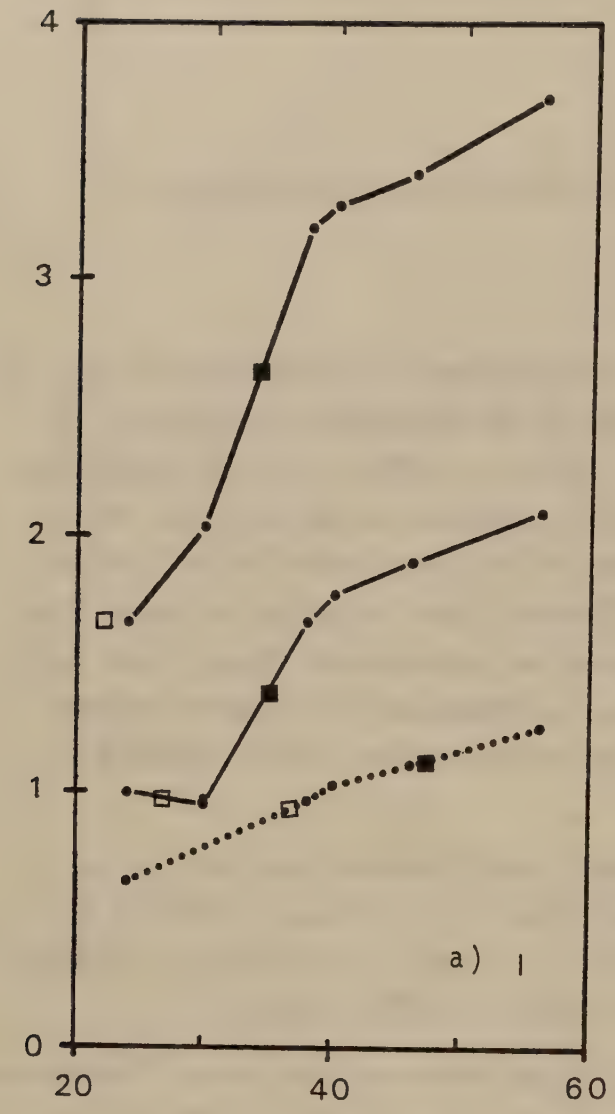
TURNER (1922) a considéré comme phénomène inexplicable le fait que le rapport A/S ne soit pas constant au cours du développement des plantes. Par contre, PEARSALL (1927), TROUGHTON (1956), LEDIG et PERRY (1965) ont montré que les différents taux de croissance de la partie aérienne et de la partie souterraine entraînaient cette variation. Le taux de croissance relative des parties aériennes et souterraines est affecté différemment par le régime hydrique. Plus le stress hydrique augmente, plus les racines se reproduisent (jusqu'à une certaine limite). Pour un régime hydrique sec, la croissance des organes aériens est inhibée de façon plus importante que celle des racines (LEDIG, BORMANN et WENGER, 1970).

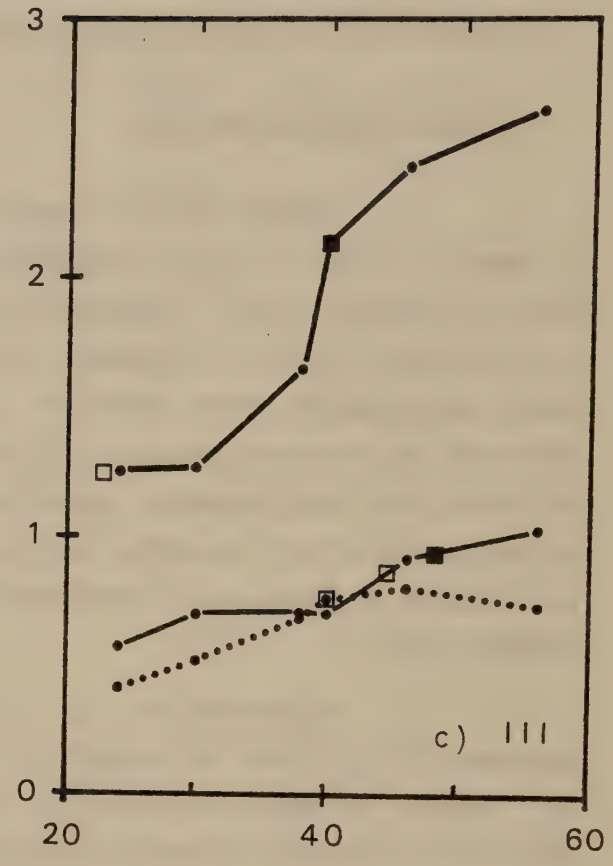
Auparavant et dès 1914, HARRIS avait constaté que dans un sol contenant 30 % d'eau, le rapport A/S du blé était de 8,1, mais il tombait à 3,1 lorsque la teneur en eau du sol était de 15 %. Ceci est confirmé ultérieurement par de nombreux auteurs, dont WEAVER (1925) et MARTIN (1940).

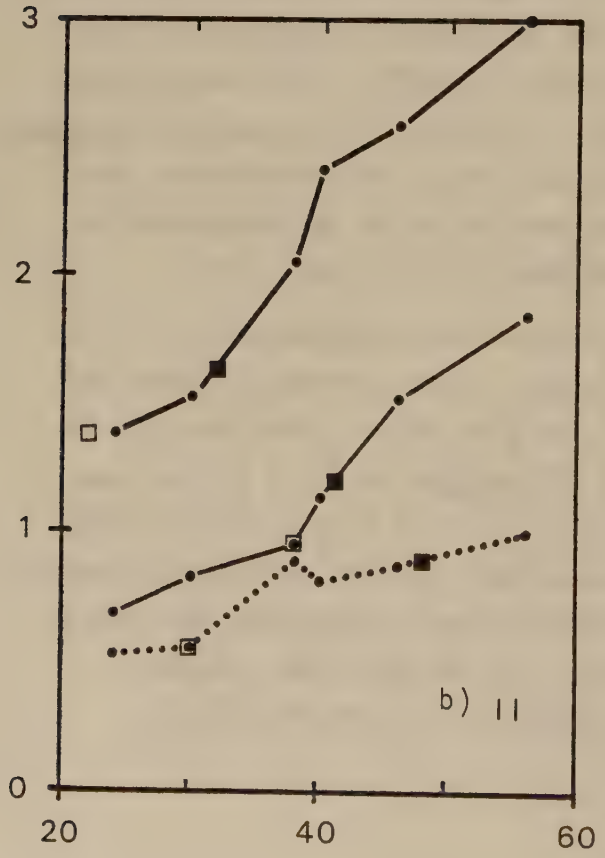
LUNDKVIST (1955) a comparé des cultures de *Vicia faba*, *Chenopodium album* et *Sinapis alba*, faites dans des sols ayant trois gammes de capacité de rétention : 30 % (sec), 70 % (optimal), 110 % (humide). Il a trouvé sur ces trois genres que la culture en milieu sec développe le système racinaire mais les mesures diffèrent de l'une à l'autre. WILLIAMS et SHAPTER (1955) ont constaté que tout au long de l'aggravation du stress, le rapport A/S augmentait également. Cela est confirmé par des résultats obtenus sur *Trifolium subterraneum*, des résultats opposés ont été trouvés sur *Bromus mollis* et pas de changement du rapport A/S sur *Erodium botrys* (GERAKIS, GUERRERO et WILLIAMS, 1975).

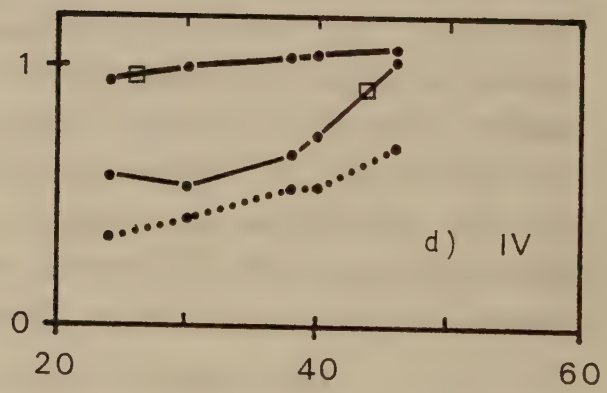
Les travaux de FOULDS (1978) sur trois légumineuses (*Trifolium repens*, *Lotus corniculatus* et *Medicago lupulina*) lui ont permis de noter une augmentation significative du rapport A/S lors d'un déficit hydrique. Sur le maïs, SHANK (1945) a trouvé que le rapport A/S passait de 2,5 à 3,5 par une croissance de l'humidité édaphique de 7,5 % à 15,5 % et à 21 %. ATAYI (1980) remarque sur *Sinapis alba* et *Helianthus annuus* que, plus la sécheresse s'accentue, plus le rapport A/S diminue. ATAYI considère que le poids sec des parties aériennes est responsable de cette diminution, car le poids sec racinaire n'est pas affecté par l'assèchement. Selon ATAYI, c'est en fonction de

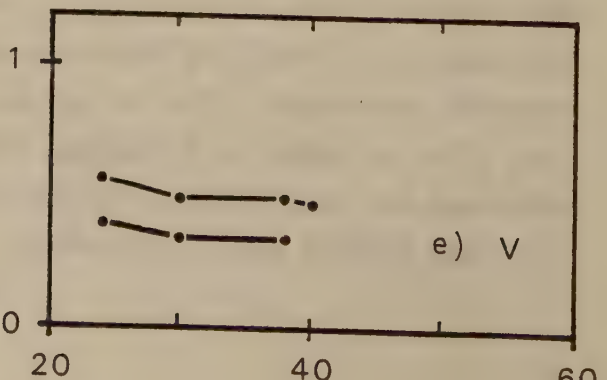
FIG. 11 - RAPPORT A/S











jours

la sévèrité de la sécheresse que les plantes asséchées et réarrosées peuvent ou ne peuvent pas rattraper le rapport A/S des témoins. Pour LOOMIS, WILLIAMS et HALL (1971), un brusque apport d'eau après un stress hydrique peut entraîner une croissance rapide de l'appareil aérien et une croissance plus lente de la partie souterraine, au moins pour un certain temps.

STOCKER (1961) rapporte certaines expériences de KOHL (1886) qui montrent que, sur l'évolution du rapport A/S, la sécheresse atmosphérique a une action pratiquement équivalente à celle du milieu racinaire, à savoir que la sécheresse de l'air joue un rôle très important dans le développement du système racinaire. HOFFMANN et al. (1971) montrent que la sécheresse de l'air affecte considérablement le rapport A/S.

LAOUAR (1973) a remarqué sur le *Sinapis alba* que, dans trois conditions d'humidité relative (50 %, 70 %, 100 %), le traitement osmotique développe le système racinaire aux dépens du système aérien de la plante. En fonction de la baisse du potentiel osmotique, le rapport A/S diminue pour passer de 7,2 à 5,2 (50 % H.R.) et de 8,4 à 5,6 (70 % H.R.) et de 9,6 à 7,7 (100 % H.R.). VARTANIAN (1977), sur le *Sinapis alba* également, dans les mêmes conditions atmosphériques (50 %, 70 %, 100 %), mais avec trois régimes d'humidité édaphique (45 %, 60 % et 100 % de la capacité au champ), a trouvé que le poids sec de la partie aérienne augmentait avec une humidité édaphique croissante dans toutes les conditions atmosphériques. Par contre, le poids sec du système racinaire augmente, puis tend à diminuer en atmosphère sèche, augmente et ensuite se stabilise en atmosphère humide et diminue à partir d'une valeur initiale plus élevée que dans les cas précédents en atmosphère saturée.

b) Résultats (Fig. 11)

Dans les trois milieux, l'augmentation du rapport A/S est plus ou moins linéaire. Les différents rythmes d'irrigation n'ont pas modifié la tendance de ce rapport à augmenter au cours du temps. Par contre, ils modifient les valeurs de A/S : plus la période entre deux irrigations diminue, plus le rapport augmente.

Un apport nutritif important favorise nettement la valeur du rapport A/S comparé aux milieux recevant un faible ou un apport nutritif nul car il stimule considérablement la formation de matière sèche de l'appareil

Tableau IV a. VALEURS MOYENNES DES PRELEVEMENTS CONCERNANT LES PARAMETRES DU DEVELOPPEMENT ET DE LA CROISSANCE DES PLANTES

Traitem. / Paramètre	SN					SN / H_2O				H_2O				
	I	II	III	IV	V*	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V
POIDS FRAIS - TIGE (g)	3,21	1,74	0,81	0,38	0,06	2,41	1,28	0,39	0,31	1,34	0,94	0,26	0,15	0,04
POIDS FRAIS - FEUILLES (g)	4,61	3,73	1,73	0,71	0,17	1,28	1,18	0,86	0,49	0,85	0,86	0,64	0,49	0,18
POIDS FRAIS - ORGANES AERIENS (g)	7,82	5,47	2,54	1,09	0,23	3,69	2,46	1,25	0,80	2,19	1,80	0,90	0,64	0,22
POIDS SEC - TIGE (g)	0,72	0,35	0,17	0,08	0,02	0,59	0,27	0,09	0,05	0,26	0,16	0,05	0,02	0,01
POIDS SEC - FEUILLES (g)	1,05	0,73	0,44	0,22	0,08	0,30	0,31	0,25	0,18	0,21	0,20	0,16	0,13	0,06
POIDS SEC - ORGANES AERIENS (g)	1,77	1,08	0,61	0,30	0,10	0,89	0,58	0,34	0,23	0,47	0,36	0,21	0,15	0,07
POIDS SEC - ORGANES SOUTERR. (g)	0,58	0,48	0,32	0,29	0,28	0,86	0,71	0,50	0,44	0,29	0,31	0,28	0,22	0,16
BIOMASSE TOTALE (g)	2,35	1,56	0,93	0,59	0,38	1,76	1,29	0,84	0,67	0,76	0,67	0,49	0,37	0,23
RAPPORT A/S	2,9	2,2	1,9	1,0	0,36	1,0	0,8	0,7	0,4	1,6	1,2	0,8	0,7	0,5
A en % de la BIOMASSE TOTALE	73,0	67,2	64,2	50,6	26,7	49,5	43,2	38,7	33,0	60,0	52,0	42,8	40,8	33,5
BOUTONS FLORAUX (jrs)*	22	22	23	26	--	27	30	40	44	37	38	45	--	--
FLORAISON (jours)*	34	32	40	--	--	35	41	48	--	47	49	--	--	--

V* = SN et SN/H_2O jours* = âge des plantes

Tableau IV b. EVOLUTION DE LA CROISSANCE EN FONCTION DES RYTHMES D'IRRIGATION

Traitem. / Paramètre	SN I	SN II	SN III	SN IV	SN V*	SN/H_2O I	SN/H_2O II	SN/H_2O III	SN/H_2O IV	H_2O I	H_2O II	H_2O III	H_2O IV	H_2O V
POIDS FRAIS - TIGE	↑	↖	↖	↓	←	↖	→	↓	↓	→	↖	↓	↖	←
POIDS FRAIS - FEUILLES	↑	↑	↖	↓	←	→	→	↖	↖	↖	↖	↓	↖	←
POIDS FRAIS - ORG.AERIENS	↑	↑	→	↓	←	↖	→	↓	↓	→	↖	↓	↖	←
POIDS SEC - TIGE	↑	↖	↖	↓	↖	↖	→	↓	↓	→	↖	↓	↖	↖
POIDS SEC - FEUILLES	↑	↑	↑	→	↓	↖	↖	→	↖	→	→	↖	↖	↓
POIDS SEC - ORGANES AERIENS	↑	↑	→	↓	←	↖	→	↓	↖	↖	↓	↖	↖	←
POIDS SEC - ORGANES SOUTERRAIN.	↖	→	↖	↖	↖	↑	↑	→	→	↖	↖	↖	↓	↖
BIOMASSE TOTALE	↑	↖	→	↓	←	↑	→	↖	↓	↖	↓	↖	←	↘
RAPPORT A/S	↑	↑	↑	→	↓	→	↖	↖	↓	↖	→	↖	↖	↓
A en % de la BIOMASSE TOTALE	↑	↑	↑	↖	↓	↖	→	→	↖	↑	↖	→	→	↖
BOUTONS FLORAUX (jrs)*	↑	↑	↑	↑	--	↑	↖	↖	↓	→	→	↓	--	--
FLORAISON (jours)*	↑	↑	↑	--	--	↑	↑	↖	--	↖	↖	--	--	--

V* = SN et SN/H_2O jours* = âge des plantes

Ordre décroissant des valeurs dans le sens des aiguilles d'une montre:

↑ - ↑ - ↖ - → - ↖ - ↓ - ↖ - ← - ↘ (-)

valeur de référence (+)
(= valeur la plus élevée)

aérien, en particulier dans les traitements I, II et III (fig. 11 a, b, c) et au début de IV (fig. 11 e).

Un faible apport nutritif engendre le rapport le plus bas puisque, dans ce cas, c'est la formation de matière sèche racinaire qui est considérablement favorisée. Le rapport est moyen, en milieu pauvre, plus proche toutefois de celui noté en milieu d'apport nutritif modéré. Cela signifie que la partie aérienne est plus affectée par le manque d'éléments nutritifs que la partie souterraine.

Contrairement aux autres traitements, ce rapport diminue dans le traitement V (fig. 11 f) au cours du temps car il y a une augmentation de matière sèche racinaire et une relative stabilisation de la biomasse aérienne. Par ailleurs, on note dans ce traitement une infériorité du rapport A/S chez les plantes du milieu recevant un apport nutritif modéré. Ceci est dû à une biomasse souterraine supérieure à celle du milieu recevant un apport uniquement hydrique.

CONCLUSIONS (voir tableaux IV a et b)

Au terme de cette étude, il est permis d'aller au-delà de certaines évidences selon lesquelles, plus la période entre deux irrigations augmente, plus la croissance est réduite, quel que soit l'état nutritif des plantes et qu'un apport nutritif améliore la croissance, quel que soit l'état hydrique des plantes.

En effet, la prise en compte de l'interaction de ces deux facteurs (le facteur hydrique sous la forme des rythmes d'irrigation déterminés et le facteur nutritif) permet de mettre en relief des phénomènes dont les caractéristiques sont assez remarquables : sur la majorité des paramètres du développement et de croissance, on constate qu'un apport nutritif important pourrait compenser le manque d'eau (voir tableaux récapitulatifs). Par exemple, les plantes irriguées avec un rythme de 8 jours en milieu riche produisent plus de matière sèche totale que celles irriguées tous les 2 jours en milieu pauvre. Ceci est également valable pour la plupart des paramètres.

Les plantes du milieu à faible apport nutritif qui évoluent morphologiquement d'une façon similaire à celles du milieu pauvre (comme cela a déjà été indiqué dans le chapitre 'Evolution morphologique', voir les photos correspondantes), montrent toutefois une croissance (quel que soit son mode d'expression) fortement stimulée par le minime apport nutritif fourni au départ. Par exemple, la biomasse aérienne produite par les plantes irriguées tous les 8 jours dans ce milieu est égale à celle des plantes irriguées tous les 4 jours en milieu pauvre, etc...

L'influence de la sécheresse sur la diminution de matière sèche produite par les plantes est connue depuis longtemps et a été demontrée par de nombreux auteurs dont MILLER et DULEY (1925), SIMONIS (1947), KRAMER (1950), BRIX (1962), SLATYER (1973). Les trois premiers ont mis en évidence que l'influence de la sécheresse était plus accentués sur les feuilles que sur la tige ou sur les racines. Les résultats présents font état d'un poids sec-feuilles moins touché par rapport au poids sec-tige par les différents rythmes d'irrigation. Dans le milieu pauvre, le poids sec racinaire ne montre pratiquement pas de variation entre les différents rythmes d'irrigation. Quand le rythme est 8 ou 16 jours, la matière sèche racinaire n'a quasiment pas montré de différence dans les deux milieux riche ou intermédiaire.

D'une manière générale, ces résultats concordent avec ceux de LOOMIS, WILLIAMS et HALL (1971) qui ont montré, d'une part, que le stress hydrique ralentissait davantage et plus précocement la croissance de la partie aérienne que celles des racines.

COOK (1973) a montré sur *Atriplex vesicaria*, recevant une nutrition azotée et phosphorée, qu'il y avait une augmentation du poids des parties aériennes et souterraines par rapport aux plantes témoins. Mais c'est la partie souterraine qui manifeste la plus forte croissance. Les études présentes indiquent qu'il y a deux niveaux de nutrition minérale pour que chaque organe optimise sa croissance. La meilleure croissance racinaire se produit lorsque l'apport nutritif est modéré et fourni au départ.

Quelles que soient les conditions nutritives des plantes, le rapport A/S montre une diminution d'autant plus grande que la période entre deux irrigations augmente. Ceci a déjà été remarqué par de nombreux auteurs dont WALTER (1963), ATAYI (1980). Des résultats contraires ont été trouvés par PETERS et RUNKLES (1967), BLACK (1968) sur les raminées.

De leur côté, WEAVER (1925), SMITH (1942), SATOO (1956) ont noté que, dans un sol sec, le développement du système racinaire des plantes augmente aux dépens de leur appareil aérien. La distribution de la matière sèche entre les organes aériens et souterrains, exprimée en pourcentage par rapport à la biomasse totale (fig. 10), renforce cette hypothèse.

Enfin, les boutons floraux et la floraison sont retardés par le stress hydrique ou même n'apparaîtront pas en cas de stress hydrique sévère. Ces phénomènes ont été observés par SALTER et GOODE (1967), ONWUEME et SHUBOWALE (1976). Un apport nutritif a une influence positive sur la précocité de ces deux phénomènes.

B - Analyse de Croissance

1. Introduction et Bibliographie

Les méthodes de l'analyse de croissance nous permettent d'analyser l'influence des facteurs hydriques et nutritifs sur l'évolution de divers paramètres intervenant dans la croissance. Ainsi certains paramètres comme le taux de croissance relative (RGR) et le taux d'assimilation nette (NAR) montrent d'une façon dynamique l'augmentation de la matière sèche accumulée par les plantes par rapport à la biomasse totale ou à la surface foliaire au cours d'un laps de temps donné.

Les équations utilisées pour évaluer ces paramètres sont :

- "Leaf Weight Ratio" (LWR) $= \frac{\text{Ps-feuilles (g)}}{\text{Ps-total (g)}}$
- "Leaf Area Ratio" (LAR, $dm^2\ g^{-1}$) $= \frac{\text{Surface foliaire}}{\text{Ps-total}}$
- Surface foliaire spécifique (SLA, $dm^2\ g^{-1}$) $= \frac{\text{Surface foliaire}}{\text{Ps-feuilles}}$
- Taux de croissance relative (RGR, $g\ g^{-1}\ j^{-1}$) $= \frac{\text{Log } W_2 - \text{Log } W_1}{t_2 - t_1}$ *
- Taux d'assimilation nette (NAR, $g\ dm^{-2}\ j^{-1}$) $= \frac{RGR}{LAR}$

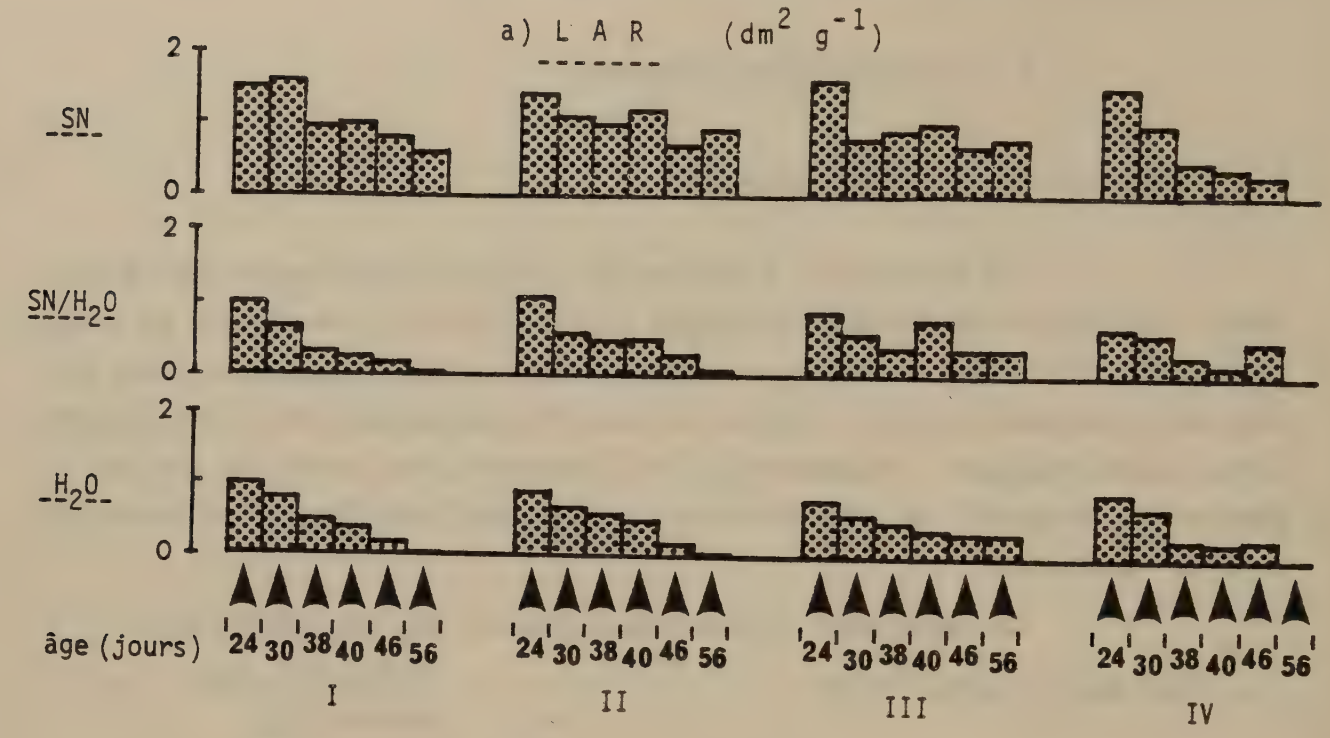
LEBEDINCEV (1927), sur plusieurs espèces dont *Helianthus annuus*, *Soja hispida* et RETTIG (1929), sur *Sinapis alba*, remarquent que les conditions hydriques du milieu font varier le poids de matière sèche par unité de surface foliaire. Dans des conditions de sécheresse édaphique et atmosphérique pour une même surface de feuilles, la formation de matière sèche est plus importante. LAOUAR (1973), sur *Sinapis alba*, a remarqué que la quantité de matière sèche par unité de surface foliaire était supérieure lorsque la partie souterraine subissait un déficit hydrique plus grande.

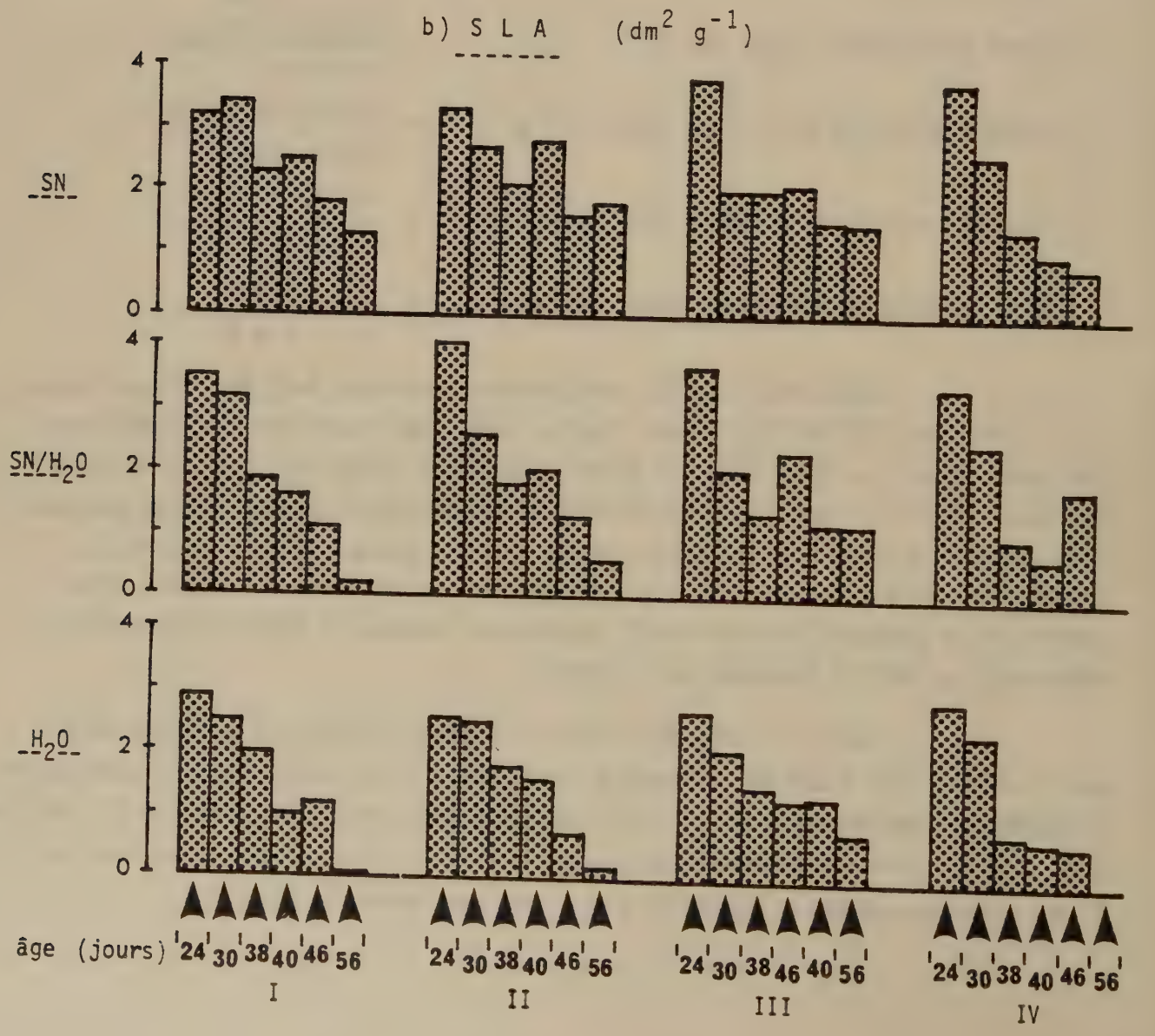
JARVIS et JARVIS (1963) ont trouvé des valeurs moyennes de RGR de l'ordre de 120 à 220 mg /g semaine sur *Lupinus albus* en conditions osmotiques différentes (température de 20° C et intensité lumineuse de l'ordre de 6-7 000 lux).

---

* *W_2 = matière sèche au temps t_2 ; W_1 = matière sèche au temps t_1.*

FIG. 12 - "LEAF AREA RATIO" (LAR)
ET SURFACE FOLIAIRE SPECIFIQUE (SLA)





Il est à noter que le RGR était très bas ou négatif dans certains cas. En ce qui concerne le NAR, il varie entre 16 et 35 g /m^2 semaine. LARCHER (1975) a montré que le NAR des plantes herbacées des zones tempérées était de l'ordre de 0,05 à 0,1 g /dm^2 j. et celui des jeunes arbres et arbustes de 0,01 à 0,02 g /dm^2j.

Après irrigation, le taux de croissance des plantes soumises précédemment à un stress hydrique, est supérieur à celui des plantes témoins arrosées normalement (SLATYER, 1973).

2. L A R - surface foliaire (dm^2) / matière sèche totale (g) (Fig. 12)

Dans les trois conditions nutritives (fig. 12 a, b, c) et avec tous les rythmes d'irrigation, le LAR montre une diminution au cours du vieillissement sauf pour des prélèvements qui se situent après l'irrigation (valable essentiellement dans les milieux riche et intermédiaire).

Dans le traitement I, lorsque l'apport nutritif est important, la diminution de LAR est due à une croissance continue en matière sèche totale et une relative stabilisation de la surface foliaire. La sénescence des feuilles et l'augmentation du poids sec-total se conjuguent pour diminuer LAR dans les milieux intermédiaire et pauvre.

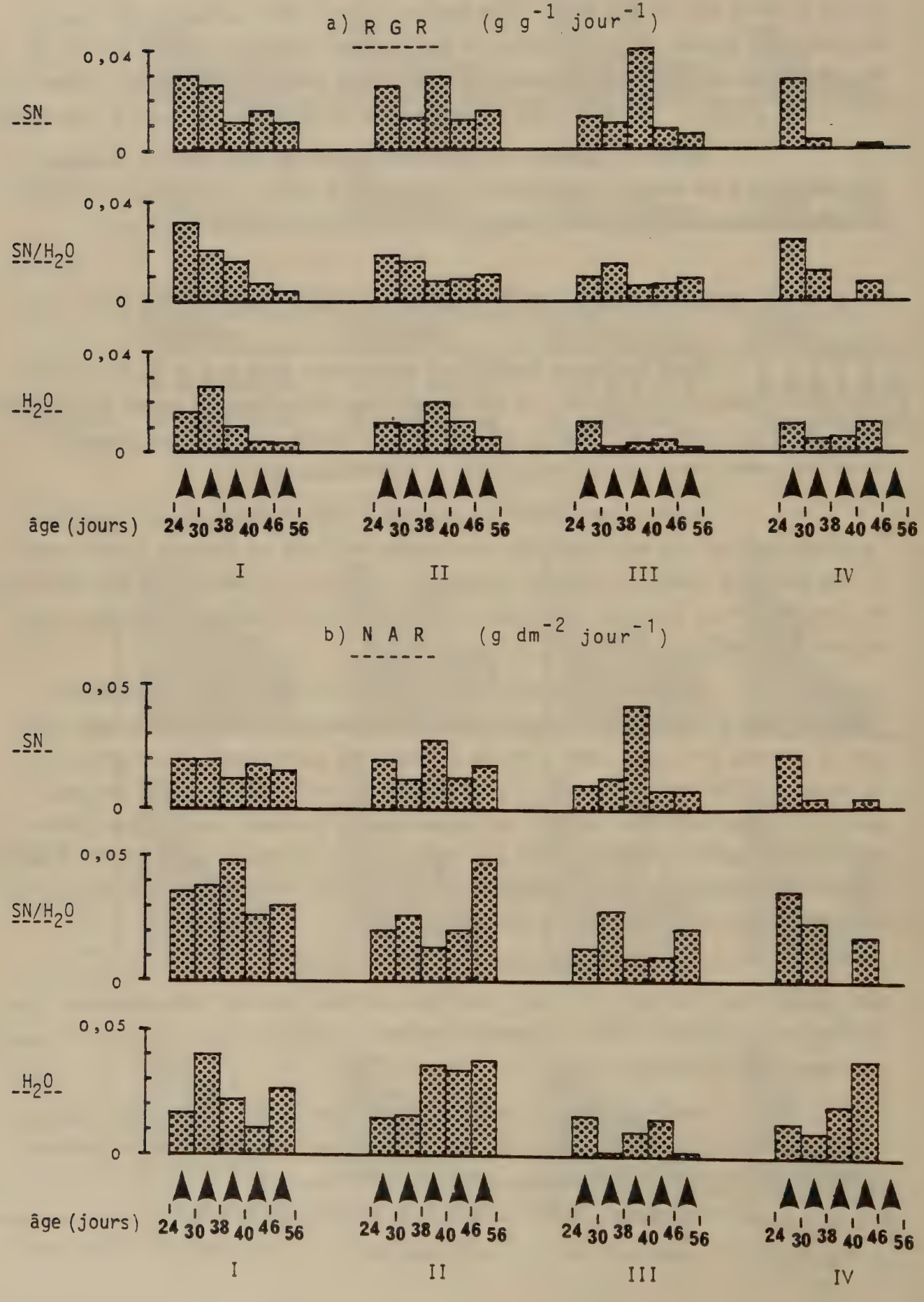
La légère diminution de LAR dans le traitement II du milieu riche est due à une matière sèche totale qui augmente proportionnellement plus que la surface foliaire, sauf à 40 et 56 jours (2 jours après l'irrigation) où la surface foliaire est deux fois plus élevée que celle de 46 jours (4 jours après l'irrigation). Par contre, la diminution de LAR dans les milieux intermédiaire et pauvre est plus nette que celle du milieu riche. Ceci est dû à une diminution importante de la surface foliaire (chute des feuilles), alors que la matière sèche totale continue à croître.

Chez les plantes modérément irriguées (traitement III), il y a une augmentation de LAR à 40 jours dans les milieux riche et intermédiaire (la surface en SN/H_2O est doublée comparativement à celle de 38 jours) et à 56 jours seulement dans le milieu riche.

Pour les plantes peu irriguées (traitement IV), le LAR baisse d'une façon nette dans le milieu riche à cause d'une diminution de la surface foliaire (fanaison des feuilles).

Par contre, dans le milieu intermédiaire, le LAR montre une augmen-

FIG. 13 - TAUX DE CROISSANCE RELATIVE (RGR)
ET TAUX D'ASSIMILATION NETTE (NAR)



tation brusque à 46 jours (8 jours après l'irrigation) puisque la surface foliaire est presque triplée par rapport à celle de 38 jours. LAR diminue au début de la croissance mais il se stabilise à partir de 38 jours dans le milieu pauvre.

L'apport nutritif important entraîne les valeurs les plus hautes de LAR dans tous les rythmes d'irrigation.

3. R G R - taux de croissance relative (Fig. 13)

Quelles que soient les conditions nutritives, RGR diminue au cours du temps lorsque les plantes sont irriguées tous les 2 jours. Il faut toutefois préciser qu'il se stabilise à partir de 40 jours dans le milieu riche.

Avec un rythme d'irrigation de 4 jours et dans les trois milieux, RGR montre une variation assez importante. Il semble néanmoins qu'il y ait une tendance à la diminution au cours du vieillissement. Dans les milieux riche et pauvre, on peut remarquer l'intervention de l'irrigation puisqu'il y a une augmentation de RGR 2 jours après l'irrigation (à 40 jours).

L'état nutritif des plantes irriguées tous les 8 jours ne modifie pas la diminution de RGR au cours du temps. Cependant, il y a une brusque augmentation à 40 jours dans le milieu riche et une légère augmentation dans le milieu pauvre. Il semble donc qu'un apport nutritif important accélère la reprise de croissance après l'irrigation.

Le RGR des plantes irriguées tous les 16 jours dans les milieux riche et intermédiaire est important au début de la croissance (8 jours après la première irrigation) et accuse une diminution par la suite. Il est nul entre 38 et 40 jours. Par contre dans le milieu pauvre, RGR montre une relative stabilité qui n'y est jamais nul.

Généralement on peut constater

- qu'il y a une tendance à la baisse de RGR dans les traitements fréquemment irrigués (tous les 2 ou 4 jours),
- que le stress hydrique, dans les traitements peu irrigués (tous les 8 ou 16 jours), module cette tendance à la baisse, notamment dans les milieux riche ou intermédiaire,
- qu'un apport nutritif se traduit par des valeurs plus élevées de RGR.

4. N A R - taux d'assimilation nette (Fig. 13)

Avec un rythme d'irrigation de 2 jours et un apport nutritif important, le NAR tend à se stabiliser au cours du temps. Il augmente jusqu'à 40 jours, suivi par une diminution ensuite avec un faible apport nutritif et il a une tendance à augmenter dans le milieu pauvre malgré une diminution entre 40 et 46 jours.

Lorsque les plantes sont irriguées tous les 4 jours avec un apport nutritif important, le NAR évolue d'une façon similaire à celui des plantes irriguées tous les 2 jours mais on peut toutefois remarquer qu'il augmente brusquement toujours après l'intervention de l'irrigation (à 40 et 56 jours). Dans les milieux intermédiaire et pauvre, le NAR montre une augmentation au cours du vieillissement. L'intervention de l'irrigation n'a pratiquement pas d'influence sur NAR dans ces derniers milieux.

Quelles que soient les conditions nutritives, le NAR suit la même évolution que RGR lorsque les plantes sont irriguées tous les 8 jours. L'intervention de l'irrigation se traduit par une augmentation relativement importante dans le milieu riche et assez importante dans le milieu pauvre.

Le NAR diminue au cours du vieillissement (il est nul entre 38 et 40 jours) dans les milieux riche et intermédiaire lorsque les plantes sont irriguées tous les 16 jours. Il augmente progressivement au cours du temps, malgré un début de croissance moins important dans le milieu pauvre.

D'une manière générale, c'est en milieu intermédiaire que se trouve le meilleur NAR, surtout chez les plantes fréquemment irriguées (tous les 2 et 4 jours). Par contre, dans le milieu riche se manifeste le NAR le plus bas et ceci pratiquement avec tous les rythmes d'irrigation.

Le rôle des rythmes d'irrigation semble être plus déterminant que les stades du développement sur l'évolution de NAR.

Tableau V. VALEURS MOYENNES DES PARAMETRES CONCERNANT L'ANALYSE DE CROISSANCE

Paramètre \ Traitem.	SN					SN / H_2O				H_2O				
	I	II	III	IV	V *	I	II	III	IV	I	II	III	IV	V
LWR Ps-feuilles (g) / Ps-total (g)	0,45	0,45	0,46	0,38	0,21	0,19	0,25	0,30	0,26	0,29	0,31	0,32	0,35	0,28
SLA ($dm^2\ g^{-1}$) Surface foliaire / Ps - feuilles	2,39	2,38	2,13	1,87	1,69	1,92	2,03	1,98	1,89	1,61	1,58	1,63	1,49	1,36
LAR ($dm^2\ g^{-1}$) Surface foliaire / Ps - total	1,06	1,06	0,97	0,72	0,37	0,43	0,53	0,57	0,47	0,49	0,49	0,51	0,48	0,39
RGR ($g\ g^{-1}\ j^{-1}$) Taux de croiss. relative	0,018	0,019	0,015	0,008	--	0,015	0,011	0,008	0,010	0,012	0,012	0,005	0,008	--
NAR ($g\ dm^{-2}\ j^{-1}$) Taux d'assimilation nette	0,017	0,018	0,016	0,007	--	0,035	0,026	0,016	0,019	0,023	0,028	0,009	0,022	--

V* = SN et SN/H_2O

CONCLUSIONS (voir Tableau V)

Dans les trois conditions nutritives, les différents rythmes d'irrigation ne semblent guère perturber la relative stabilité remarquée de LWR et de LAR. En ce qui concerne SLA, il est d'autant plus faible que le milieu est plus pauvre en eau ou en éléments minéraux. Mais pour le LAR, c'est plutôt le facteur nutritif qui joue le rôle déterminant sur son évolution.

Les résultats de RETTIG (1929) sur *Sinapis alba* et de JARVIS et JARVIS (1963) sur *Lupinus albus* ont montré une réduction de LAR et de SLA au cours du stress hydrique. Ceci est valable en ce qui concerne les résultats présents dans le cas d'une sécheresse prolongée ou dans le milieu riche lorsque la période entre deux irrigations est au-delà de 8 jours.

Les rythmes de 2 et 4 jours ont presque la même influence sur le taux de croissance relative (RGR), quelles que soient les conditions de nutrition minérale, contrairement aux résultats de GATES (1955) qui a trouvé qu'un stress hydrique, même modéré, abaissait le RGR. Les plantes irriguées selon un rythme de 8 et de 16 jours n'ont pas rattrapé le niveau moyen de RGR de celles irriguées tous les 2 et 4 jours (sauf en milieu intermédiaire où celles irriguées avec un rythme de 16 jours, rattrapent celles de 4 jours).

Cette étude, par contre, a démontré que le RGR des plantes irriguées tous les 8 et 16 jours, rattrapait et dépassait celui des plantes irriguées tous les 2 et 4 jours après l'intervention de l'irrigation (fig. 13 a). Ceci est confirmé par SLATYER (1973), VIEIRA DA SILVA (1973) et GATES (1955). Ce dernier a remarqué que le RGR diminuait considérablement au cours d'un stress hydrique sévère.

Il faut préciser qu'un apport nutritif important améliore le taux de croissance relative lorsque les plantes sont irriguées tous les 2, 4 ou 8 jours : le RGR des plantes irriguées tous les 8 jours en milieu riche (0,015 g g^{-1} j^{-1}) est égal à celui des plantes irriguées tous les 2 jours en milieu intermédiaire et supérieur à celui en milieu pauvre (0,012 g g^{-1} j^{-1}).

La diminution du taux d'assimilation nette (NAR) n'est pas évidente au cours d'un stress hydrique selon JARVIS et JARVIS (1963). Ceci se retrouve dans ces études, en milieu riche uniquement et avec des rythmes d'irrigation de 2, 4 et 8 jours. La diminution de NAR est brutale chez les plantes irriguées tous les 16 jours. Mais dans les deux autres milieux, il y a une diminution progressive. Ceci a déjà été observé par MARANI et LEVI (1973) sur le cotonnier et par FISCHER, HSIAO et HAGAN (1970) sur le tabac. Dans ces derniers milieux (intermédiaire et pauvre), le NAR (moyen) des plantes irriguées tous les 16 jours dépasse celui des plantes irriguées tous les 8 jours; il reste cependant inférieur à celui de 2 et 4 jours.

Les plantes cultivées en conditions nutritives défavorables (milieux intermédiaire et pauvre) ont une surface foliaire très inférieure à celle des plantes du milieu riche (fig. 3). Par contre, leur NAR est nettement supérieur. Ceci pourrait s'expliquer par la contribution de plusieurs facteurs :

- Une carence nutritive affecte la croissance en surface des feuilles mais pas leurs capacités photosynthétiques qui semblent meilleures que celles du milieu riche.

- Les feuilles des plantes du milieu riche sont moins épaisses que celles des plantes des milieux intermédiaire et pauvre (démontré par les valeurs de surface foliaire spécifique, tableau V). Ainsi, la concentration de chloroplaste par unité de surface foliaire des plantes du milieu riche est plus faible que celles des milieux intermédiaire et pauvre. On pourrait donc songer à une activité photosynthétique (par unité de surface foliaire) supérieure dans ces derniers milieux.

- La surface des tiges (comme une surface photosynthétique) pourrait jouer un rôle non négligeable dans l'activité photosynthétique. Il est à remarquer que la surface des tiges est supérieure chez les plantes des milieux intermédiaire et pauvre (voir page 66), notamment des traitements fréquemment irrigués (tous les 2 et 4 jours).

LEGENDE

(PARAMETRES HYDRIQUES)

E.T.	Efficience transpiratoire
D.H.	Déficit de saturation hydrique
Ψ	Potentiel hydrique
Ψ_s	Potentiel osmotique

- CONDITIONS NUTRITIVES

——— SN (milieu riche)
- apport nutritif important (apport continu)

····· SN/H_2O (milieu intermédiaire)
- apport nutritif modéré (apport initial)

----- H_2O (milieu pauvre)
- apport uniquement hydrique

- RYTHMES D'IRRIGATION

I - irrigué tous les 2 jours (traitement très fréquemment irrigué)
II - " " " 4 jours (traitement fréquemment irrigué)
III - " " " 8 jours (traitement modérément irrigué)
IV - " " " 16 jours (traitement peu irrigué)
V - sans irrigation (sécheresse prolongée)

- PRELEVEMENTS ↑

- IRRIGATION ▲ ▼

CHAPITRE III

EVOLUTION HYDRIQUE DES PLANTES

1. Transpiration

a) Bibliographie

La méthode utilisée pour mesurer la transpiration est la méthode gravimétrique. Elle permet de mesurer la transpiration sans entraîner des modifications microclimatiques autour de la plante. Les mesures sont faites sur une plante entière en pot afin d'éliminer les risques de changement de transpiration dus à la section des feuilles et aussi pour pouvoir suivre la transpiration d'une même plante.

La perte d'eau par des feuilles qui se dessèchent s'effectue en deux étapes : d'abord, elle correspond aux pertes d'eau par les stomates et la cuticule, ensuite aux pertes d'eau par la cuticule seule, faisant suite à la fermeture des stomates sous l'action du dessèchement. Certains chercheurs ont déjà remarqué l'existence de ces deux phases dans l'évolution de la teneur relative en eau au cours de la fanaison des feuilles (JARVIS et JARVIS, 1963 ; BANNISTER, 1964).

OSMOND, BJOERKMAN et ANDERSON (1980) ont noté que la transpiration éliminait environ 99% de l'eau absorbée par la plante. Selon eux, la transpiration a pour principale activité de pomper l'eau du sol vers les racines, la tige puis vers les feuilles et l'atmosphère.

Pour certains chercheurs, la croissance des végétaux terrestres est tributaire de la fonction de transpiration. En réalité, ceci s'explique par le fait que les facteurs qui conditionnent la photosynthèse (lumière, ouverture des stomates, température) sont pour la plupart ceux qui favorisent la transpiration.

SLAVIK (1974) énumère de nombreux facteurs affectant la transpiration d'une plante :

. La classification taxonomique de la plante.

. L'âge ontogénétique de la plante et de l'organe pendant la saison de végétation,"seasonal pattern".

. Les processus physiologiques et le changement diurne,"diurnal pattern".

. Les conditions atmosphériques (lumière, température, humidité relative).

. Les conditions édaphiques (disponibilité de l'eau dans le sol).

La composition minérale du sol joue aussi un rôle important sur la transpiration mais ces mécanismes sont mal connus ; par exemple le potassium diminue la transpiration, le calcium l'augmente mais ce dernier peut à la fois diminuer l'absorption et augmenter la transpiration ce qui risque de rompre l'équilibre hydrique de la plante (HELLER, 1969).

La transpiration est pour KRAMER (1974) un mal inévitable pour presque toutes les plantes mais elle est aussi nécessaire, d'une part pour faire baisser la température des feuilles et pour éviter le surchauffement des tissus et d 'autre part, elle permet le transport des éléments. Cependant, dans une atmosphère sèche, les plantes ne profitent pas directement d'un taux de transpiration élevé. Si la transpiration est considérée comme un mal inévitable, c'est qu'elle peut être la cause d'un déficit hydrique dans les tissus vivants et que son influence sur les activités métaboliques risque de provoquer par la suite des dommages considérables, voire la mort.

Les plantes ont probablement une meilleure croissance dans une atmosphère humide où la transpiration est nettement inférieure à une atmosphère sèche. Mais il est encore très difficile de déterminer si la croissance d'une plante se poursuit en condition zéro de transpiration, surtout si on sait que la transpiration est indispensable aux plantes afin de faciliter la poursuite de la photosynthèse. En effet, l'échange gazeux de CO_2 et O_2 avec l'atmosphère se produit au niveau des stomates qui sont aussi les principaux responsables de la transpiration.

CALDWELL (1913) montre que les plantes herbacées ayant fané rapidement à cause d'un excès de transpiration, nécessitent deux fois moins de temps pour reprendre que celles fanées progressivement en atmosphère sèche. Selon BOUCHET, DEPARCEVAUX et ARNOUX (1963), en cas de stress hydrique il suffit de réduire les partes d'eau par la transpiration pour améliorer la croissance et la productivité végétale.

Sur le *Gossypium hirsutum*, cultivé dans des photopériodes variées, HUBAC, GUERRIER et VIEIRA DA SILVA (1982) concluent que les variations de la transpiration ne sont pas proportionnelles au degré de résistance des plantes à la sécheresse.

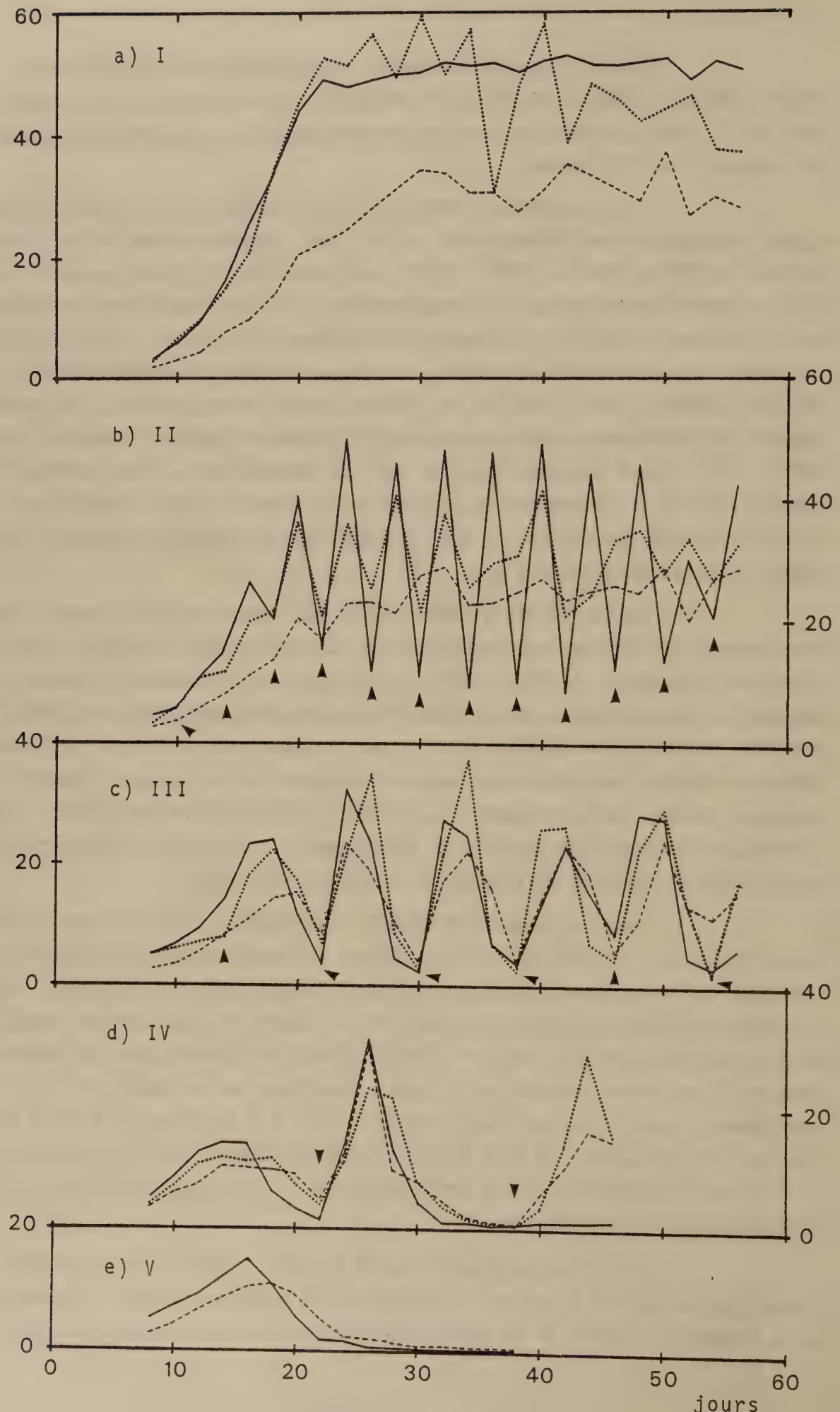
Chez différentes espèces, il est certain qu'un stress hydrique a pour conséquence une diminution à la fois de la transpiration et de la photosynthèse (JOHNSON, FREY et MOSS, 1974). Les causes de ce stress peuvent être, soit une perte excessive par la transpiration, soit une absorption inadéquate par le système racinaire. Une absorption inadéquate provoque un stress hydrique qui ferme les stomates des feuilles, le tout entraînant une réduction de la transpiration (KRAMER, 1969). Lors de ses études sur la transpiration et la photosynthèse de différentes espèces soumises à différents degrés d'humidité relative, BARRS (1973) a noté que, dans tous les cas, la sécheresse de l'air provoque une augmentation de la transpiration, une ouverture constante des stomates et un taux de photosynthèse invariable. Il faut préciser que de nombreuses espèces, par contre, ferment leurs stomates en air sec.

BLISS, KRAMER et WOLF (1937) ont trouvé que les plantes soumises à un stress hydrique ont une transpiration considérablement diminuée. Sur le *Gossypium barbadense*, SLATYER (1957) a noté que, si le potentiel hydrique du sol diminue, la transpiration baisse. Cela était confirmé par JARVIS et JARVIS (1963). Pour TAN, CORNELISSE et BUTTERY (1981), sur *Lycopersicon esculentum*, un stress hydrique entraîne une baisse du taux de transpiration car un grand nombre de feuilles tombent. Par conséquent, la surface foliaire effective diminue. Après l'arrosage, de nouvelles feuilles se développent et le taux de transpiration augmente jusqu'à rejoindre pratiquement le niveau des témoins.

Chez le pommier (SCHNEIDER et CHILDERS, 1941) et chez le pécan, *Carya illinoensis* (LOUSTALOT, 1945), le taux de transpiration de feuilles, préalablement sélectionnées, atteint celui des témoins après les quelques jours d'arrosage suivant un stress hydrique. Par la suite, ce taux dépasse sensiblement le taux des témoins. HALL et SCHULZE (1980) ont trouvé chez des plantes soumises à un stress hydrique de 24 jours en milieu sec et chaud (30° C de température) que le taux de transpiration est de 8 % par rapport à celui des plantes bien irriguées. Ce taux faible peut s'expliquer, selon les auteurs, par le fait que la surface foliaire est réduite de 27 % par rapport à celle des plantes normalement irriguées.

En milieu sec, selon CLARK et LEVITT (1956), les plantes de soja transpirent moins. Ce n'est pas la viscosité du cytoplasma, mais l'augmentation de la teneur en lipides de la surface des feuilles qui explique cette diminution.

FIG. 14 - TRANSPIRATION (g /plante /2 jours)



Cette diminution peut aussi résulter de la sensibilité bien connue des stomates de soja qui se ferment en air sec.

Selon MILLAR et GARDNER (1972), les facteurs atmosphériques contrôlent en grande partie la transpiration jusqu'à ce que le potentiel hydrique des feuilles soit inférieur à -8 bars. Ainsi la baisse du potentiel hydrique foliaire entraîne une baisse rapide du taux de transpiration.

ANDREWS et NEWMAN (1968) ont démontré que, même en diminuant de 60 % le système racinaire dans des plantules de blé, on ne réduit pas la transpiration au-dessous du niveau des plantes témoins. TAN, CORNELISSE et BUTTERY (1981), en soumettant une grande partie des racines (50 %) à un stress hydrique progressif, n'ont observé une réduction ni de la transpiration ni de la photosynthèse ni de la conductance stomatique.

b) Transpiration par plante (Fig. 14)

Dans le traitement I (fig. 14 a), il y a une augmentation linéaire dans les trois milieux jusqu'à 20 ou 30 jours (milieu pauvre). Les plantes des milieux riche et intermédiaire montrent un taux transpiratoire quasiment identique (≃ 50 g /plante /2 jours) et plus élevé que celles du milieu pauvre (≃ 30 g/plante /2 jours). La diminution de la surface transpiratoire (chute des feuilles) chez les plantes des milieux intermédiaire et pauvre à la fin de leur cycle végétatif entraîne une réduction importante de leur taux transpiratoire.

A partir de 18 jours, dans le traitement II (fig. 14 b), le rythme d'irrigation impose à la plante une réponse rythmée qui se manifeste par un taux maximum de transpiration 2 jours après et un taux minimum 4 jours après. Ceci est visible dans les milieux riche et intermédiaire.

Le taux maximum de transpiration dans le traitement III (fig. 14 c) varie d'un milieu à l'autre. Par contre, le taux minimum ne montre pas de variation. Une rythmicité régulière est encore observable ; la transpiration atteint son maximum en moyenne 4 jours après l'irrigation.

La transpiration atteint son maximum dans le traitement IV (fig. 14 d) 6 jours après l'irrigation. Les plantes des milieux intermédiaire et pauvre reprennent leur activité transpiratoire normalement 2 jours après l'irrigation. Mais à partir d'un certain stade de croissance (30 jours), les plantes du milieu riche, plus touchées par la sécheresse que les autres, montrent un retard à la reprise de transpiration après l'irrigation.

Tableau VI. TRANSPIRATION PAR UNITE DE SURFACE FOLIAIRE

($g\ dm^{-2}/48h$)

traitement	âge (jours)	nb jours après l'irrigation	SN			SN/H_2O			H_2O		
			Transp.	S.F.	$\frac{Transp.}{S.F.}$	Transp.	S.F.	$\frac{Transp.}{S.F.}$	Transp.	S.F.	$\frac{Transp.}{S.F.}$
I	24	2	48,1	1,43	33,6	51,6	0,84	61,4	24,6	0,43	57,2
	30	2	50,5	2,27	22,2	59,6	0,95	62,7	34,3	0,40	85,8
	38	2	50,4	2,25	22,4	42,0	0,63	76,2	27,4	0,44	62,3
	40	2	52,2	2,45	21,3	58,3	0,55	106,à	30,8	0,34	90,6
	46	2	51,3	2,31	22,2	45,9	0,40	115,0	31,1	0,20	155,5
	56	2	50,6	2,39	21,2	37,1	0,06	618,3	27,9	0,02	1395,0
II	24	2	50,3	1,09	46,2	36,3	0,85	42,7	23,2	0,39	59,5
	30	4	11,2	1,25	9,0	22,0	0,62	35,5	27,7	0,38	72,9
	38	4	10,1	1,34	7,5	30,9	0,67	43,5	24,8	0,36	68,9
	40	2	49,4	1,96	25,2	41,6	0,71	58,6	27,0	0,35	77,1
	46	4	12,1	1,37	8,8	33,4	0,44	75,9	25,9	0,18	143,9
	56	2	42,5	2,46	17,3	32,6	0,18	181,1	28,4	0,06	473,3
III	24	2	32,4	0,98	33,1	22,0	0,52	42,3	23,6	0,32	73,8
	30	8	2,1	0,57	3,7	2,6	0,37	7,0	4,1	0,30	13,8
	38	8	3,5	0,76	4,6	2,4	0,35	6,9	4,4	0,23	19,1
	40	2	13,4	1,00	13,4	26,0	0,68	38,2	14,2	0,21	67,6
	46	8	8,5	0,82	10,4	4,3	0,36	11,9	5,7	0,19	30,0
	56	2	6,1	0,98	6,2	17,1	0,42	40,7	15,3	0,19	80,5
IV	24	2	13,7	0,62	22,1	11,2	0,31	36,1	11,9	0,26	45,8
	30	8	4,4	0,59	7,5	8,2	0,38	21,6	7,9	0,24	32,9
	38	16	0,8	0,32	2,5	0,5	0,20	2,5	0,5	0,11	4,6
	40	2	1,1	0,23	4,8	3,4	0,14	24,3	5,8	0,10	58,0
	46	8	1,5	0,20	7,5	15,4	0,44	35,0	14,5	0,13	111,5
	56	-	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
V*	24	-	1,7	0,17	10,0	- -	- -	- -	2,4	0,14	17,1
	30	-	0,4	0,10	4,0	- -	- -	- -	1,0	0,11	9,1
	38	-	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -

V* = SN et SN/H_2O

Augmentation linéaire et parallèle de la transpiration du traitement V (fig. 14 e) dans les deux milieux. On note toutefois une supériorité jusqu'à 18 jours du taux transpiratoire chez les plantes ayant reçu un faible apport nutritif. Une diminution progressive se dessine jusqu'à 30 jours. Pendant cette phase de diminution et jusqu'à la fin, la transpiration est supérieure chez les plantes du milieu pauvre.

Il faut préciser que dans tous les rythmes d'irrigation, c'est en milieu pauvre que se manifeste le taux transpiratoire le plus faible. Ceci est dû généralement à une surface foliaire plus faible que celle des plantes des autres milieux.

c) Transpiration par unité de surface foliaire (voir tableau VI)

Ce rapport augmente d'autant plus que le milieu est pauvre en éléments minéraux et ceci quels que soient les rythmes d'irrigation, ou même dans le cas d'une sécheresse prolongée.

Avec un apport nutritif important, les plantes gardent presque les mêmes valeurs au cours du temps lorsqu'elles sont très fréquemment irriguées (tous les 2 jours). Par contre, avec ce rythme d'irrigation, les plantes des milieux intermédiaire et pauvre montrent des valeurs croissantes à mesure que les plantes vieillissent.

Dans le milieu riche, les valeurs des plantes fréquemment irriguées (tous les 4 jours) diminuent lorsque le stress hydrique s'accentue (4 jours après l'irrigation) et augmentent quand les conditions hydriques redeviennent relativement favorables (2 jours après l'irrigation). La tendance générale des valeurs est à la baisse au cours du vieillissement. Par contre, les valeurs des plantes des milieux intermédiaire et pauvre continuent à augmenter au cours du temps en dépit de leurs états hydriques.

Quelles que soient les conditions nutritives dans les traitements modérément irrigués (tous les 8 jours), les valeurs atteignent leur maximum et leur minimum respectivement 2 et 8 jours après l'irrigation.

Au début de la croissance et lorsque les plantes sont peu irriguées (tous les 16 jours), la transpiration par unité de surface foliaire est maximale 2 jours après l'irrigation et minimale 16 jours après. Mais quand les plantes vieillissent, leurs valeurs maximales se trouvent 8 jours après l'irrigation. Ceci

traduit une certaine adaptation au rythme d'irrigation.

Dans ces derniers traitements (irrigués tous les 8 ou 16 jours), les valeurs des plantes recevant un apport nutritif important diminuent au cours du temps. Elles se stabilisent avec un faible apport nutritif et elles augmentent dans le milieu pauvre en éléments minéraux.

Les plantes soumises à une sécheresse prolongée montrent des valeurs qui diminuent au cours du temps, quel que soit l'état nutritif des plantes.

D'une manière générale, on peut constater que les valeurs de ce rapport augmentent lorsque les conditions hydriques sont favorables et diminuent au cours du stress hydrique. Ceci est valable dans le milieu riche en éléments minéraux même si les plantes sont fréquemment irriguées (tous les 4 jours). Par contre, cette remarque s'applique aux plantes des milieux intermédiaire et pauvre uniquement dans le cas du stress hydrique sévère (plantes irriguées tous les 8 ou 16 jours).

Il faut préciser que plusieurs facteurs peuvent intervenir pour que les valeurs de la transpiration par unité de surface foliaire soient trop élevées > 90 (faussées) dans les milieux intermédiaire et pauvre, notamment dans les traitements fréquemment irrigués (I et II) :

- Le rôle de la surface des tiges[x] comme une surface transpiratoire.

Tableau VII. *SURFACE DES TIGES (en dm^2)*

	I			II		
âge (jrs.)	*SN*	*:SN/H_2O:*	*H_2O*	*SN*	*:SN/H_2O:*	*H_2O*
40	0,42	: 0,83 :	0,51	0,24	: 0,34 :	0,28
46	0,49	: 1,07 :	0,77	0,29	: 0,50 :	0,53
56	0,61	: 1,32 :	1,10	0,38	: 0,87 :	0,89

- Il n'y a pratiquement pas de réduction de surface foliaire lorsque les conditions nutritives sont favorables (SN, voir fig. 3).

- Les feuilles desséchées transpirent probablement encore, alors qu'on n'a pas tenu compte de leur surface.

---

x *Le diamètre des tiges a été quelques fois mesuré ; ce qui permet de calculer leur surface.*

- Malgré le manque de mesures du nombre de stomates et de leur résistance, on pourrait déjà penser que le nombre des stomates et la résistance stomatique varient d'une condition nutritive à l'autre.

2. Efficience transpiratoire

a) Bibliographie

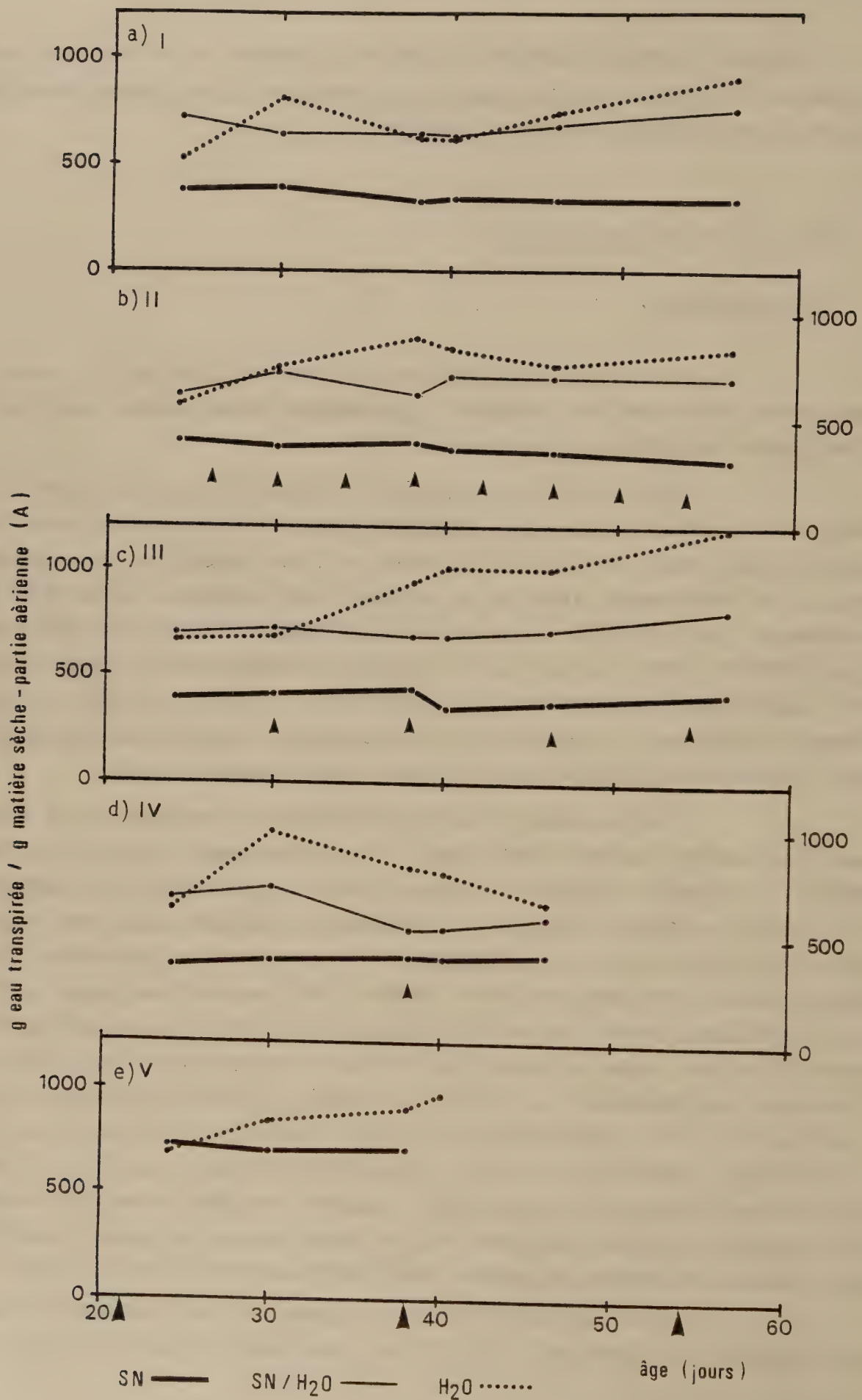
L'efficience d'utilisation de l'eau peut être définie comme la masse d'eau nécessaire pour produire 1 g de matière sèche pendant toute la vie d'une plante ou pendant un temps donné.

Dès 1699, on met en lumière l'interaction existant entre la production de culture et l'eau. Quand WOODWARD a découvert la relation entre la matière sèche totale produite par la plante et l'eau transpirée, la population mondiale ne représentait alors qu'un septième de la population actuelle et le problème de l'efficience de l'eau utilisée se limitait à une curiosité scientifique (STEWART, 1980). De nos jours, la parfaite connaissance de cette relation est indispensable pour permettre la planification et la mise au point du programme d'irrigation. La question de l'efficience de l'eau utilisée est capitale pour l'agriculture pluviale ainsi que pour l'agriculture irriguée.

L'enracinement et la disponibilité de l'eau dans le sol sont parmi les nombreux facteurs dont dépend l'approvisionnement en eau d'un couvert végétal. L'irrigation influence de façon diverse les modalités d'utilisation de l'eau selon les espèces végétales. La production de matière sèche peut varier suivant les cultures car les efficiences de l'eau mises à la disposition des plantes peuvent être très variables. PENMAN (1956) pense qu'une plante ne transpire pas obligatoirement une quantité d'eau donnée pour fabriquer une quantité donnée de matière sèche car aussi bien le taux de transpiration que le taux de croissance sont dépendants du climat et du temps. En effet, DE PARCEVAUX (1964) a noté qu'il y a des différences d'efficience transpiratoire d'une culture à l'autre selon l'année et le climat. Il considère donc que l'utilité de l'efficience de l'eau se trouve dans la possibilité d'analyser systèmatiquement les raisons de la fluctuation de cette efficience afin de connaître les meilleures conditions pour produire un maximum de matière sèche avec un minimum d'eau utilisée.

On obtient une efficience maximale de l'utilisation de l'eau lorsque la quantité utilisée par la récolte est sensiblement égale à celle qui lui

EFFICIENCE TRANSPIRATOIRE (A) - FIG. 15.1.



est fournie car théoriquement, il est établi que la récolte a besoin d'une quantité minimale égale à sa consommation au cours de sa croissance.

Il y a une contradiction nette entre les auteurs en ce qui concerne l'efficience de l'eau. Certains auteurs montrent que l'efficience s'améliore en conditions sèches. JARVIS et JARVIS (1963) attribuent plutôt cette amélioration à une diminution de la transpiration qu'à une augmentation de la matière sèche par la photosynthèse. Par contre, MANNING, MILLER et TEARE (1977) essayent d'expliquer que la faible croissance pendant la période de sécheresse est la raison d'une faible efficience de l'eau.

Selon PUECH (1972), sur le *Zea mays*, quel que soit le sol étudié, le coefficient de transpiration est relativement proche ; il atteint en moyenne 274 g d'eau consommée pour 1 g de matière sèche produite. RAWSON (1979) a remarqué que, chez le *Helianthus annuus* qui avait subi un cycle d'assèchement, l'efficience de l'eau était améliorée ce qui lui a permis de conclure qu'on pourrait améliorer l'efficience de l'eau sans diminution substantielle du taux de croissance et utiliser l'eau ainsi économisée, dans d'autres secteurs ou bien la stocker.

ATAYI (1980), chez la moutarde blanche, trouve que l'efficience transpiratoire (exprimée en g poids sec / ml d'eau transpirée) diminue avec l'âge aussi bien chez les plantes témoins que les plantes asséchées. Un léger déficit hydrique ne modifie pas cette efficience. Par contre, l'efficience diminue d'une façon importante lorsque le déficit hydrique s'accentue.

b) Résultats

Tableau VIII a)
- Efficience transpiratoire par rapport à la biomasse aérienne (A)
(g eau transpirée / g matière sèche produite) (voir Fig. 15.1.)

traitement	SN				SN/H_2O				H_2O			
	mini.	âge (jrs.)	maxi.	âge (jrs.)	mini.	âge (jrs.)	maxi.	âge (jrs.)	mini.	âge (jrs.)	maxi.	âge (jrs.)
I	330	38	400	30	640	40	765	56	530	24	905	56
II	325	56	415	24	630	38	745	30	590	24	900	38
III	340	40	420	38	660	38	785	56	655	24	1185	56
IV	385	24	415	30	540	38	745	30	655	24 et 46	1110	30
V	700	30	720	24	700	30	720	24	695	24	970	40

EFFICIENCE TRANSPIRATOIRE (T) - FIG. 15.2.

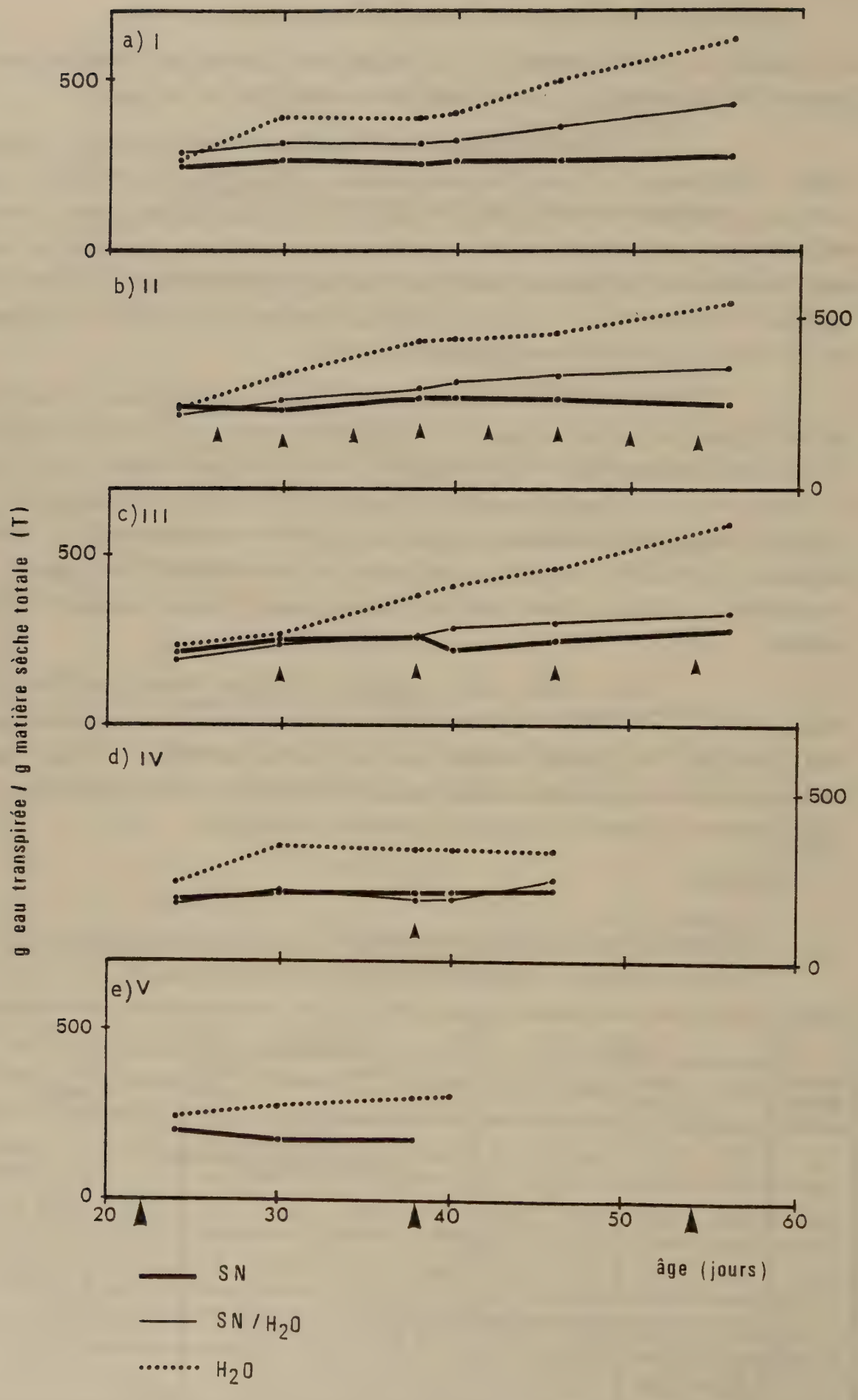


Tableau VIII b)
- Efficience transpiratoire par rapport à la biomasse totale (T)
(g eau transpirée / g matière sèche produite) (voir Fig. 15.2.)

traitement	SN				SN/H_2O				H_2O			
	mini.	âge (jrs.)	maxi.	âge (jrs.)	mini.	âge (jrs.)	maxi.	âge (jrs.)	mini.	âge (jrs.)	maxi.	âge (jrs.)
I	245	24	275	56	290	24	425	56	265	24	610	56
II	230	30	270	38	220	24	355	56	240	24	545	56
IIII	220	24	280	56	200	24	330	56	240	24	595	56
IV	190	24	215	46	180	24	245	46	240	24	350	30
V	180	30 et 38	200	24	180	30 et 38	200	24	250	24	310	40

Les plantes recevant un apport nutritif important, montrent une efficience transpiratoire (par rapport à A ou à T, fig. 15.1. et 15.2.) qui tend à se stabiliser au cours du temps, quels que soient les rythmes d'irrigation. C'est également le cas, mais avec une légère augmentation, de l'efficience transpiratoire (surtout l'efficience de l'eau par rapport à T) des plantes ayant reçu un faible apport nutritif. Toutefois on note une exception à celle des plantes du traitement IV où une légère amélioration se produit au cours du développement. Par contre, les plantes du milieu pauvre montrent une certaine augmentation qui est plus forte par rapport à A qu'à T au cours du temps à l'exception des plantes du traitement IV où l'efficience transpiratoire s'améliore au cours du vieillissement et à partir de 30 jours.

Donc, dans les milieux riche et intermédiaire, il n'y a quasiment pas de différence entre les rythmes d'irrigation. L'efficience transpiratoire des plantes du milieu pauvre est d'une égale amplitude dans les rythmes de 2 et 4 jours, d'une part, et dans les rythmes de 8 et 16 jours, d'autre part.

Dans le cas d'une sécheresse prolongée, il y a une stabilité de l'efficience transpiratoire dans le milieu recevant un faible apport nutritif. Par contre, il y a une légère augmentation de l'efficience transpiratoire par rapport à T et une augmentation assez importante par rapport à A dans le milieu pauvre.

3. Déficit de saturation hydrique (D.H.)

a) Bibliographie

Le déficit de saturation hydrique se définit comme $D.H. = \frac{PT - Pf}{PT - Ps}$

avec : PT - Poids frais de la plante à pleine turgescence.
Pf - Poids frais de la plante à un moment donné.
Ps - Poids sec de la plante.

Le déficit hydrique létal est défini comme étant un déficit entrainant la mort des tissus, des organes ou de la plante entière.

La resaturation correcte de l'échantillon est une des grandes difficultés lors de la mesure du déficit hydrique. En effet, si la période de resaturation est trop courte, la resaturation n'est que partielle et si la période est trop longue, la valeur ainsi obtenue est trop élevée car la croissance des tissus augmente l'absorption (BERGER, 1973). En effet, une croissance éventuelle au cours de la resaturation (une variation sensible du poids sec) est possible par accumulations ou migrations des substances métabolisées ; ce qui a pour effet de fausser la valeur obtenue et de la rendre pratiquement inutilisable (SLATYER, 1967).

L'état hydrique d'un végétal dont le poids frais varie considérablement en fonction des conditions hydriques de son milieu de culture, ne peut être apprécié à travers la valeur de la teneur relative en eau, car celle-ci est calculée d'après le poids frais de l'échantillon. C'est pourquoi la plupart des auteurs choisissent d'évaluer la teneur relative en eau en pourcentage de la teneur maximum que peut contenir l'échantillon considéré.

En prenant comme base le travail d'ILJIN (1923), STOCKER a commencé dès 1928 à étudier le déficit hydrique. Il a demontré ensuite l'importance de ce paramètre en tant qu'indicateur fiable du bilan hydrique de la plante.

L'importance de ce paramètre dans les investigations écologiques est particulier puisque ces valeurs permettent de comparer le bilan hydrique des plantes de différentes provenances. De plus, il facilite l'examen approfondi de la fanaison des plantes et l'étude des relations entre les processus de vie des plantes en fonction de leur alimentation hydrique (CATSKY, 1963). SLAVIK (1974) considère le déficit hydrique comme un précieux indicateur du bilan hydrique d'une plante, car il exprime la quantité d'eau en valeur absolue dont

la plante a besoin pour arriver à une pleine saturation.

Depuis l'époque de STOCKER, le principe de mesure du déficit hydrique est resté le même. Cependant, WEATHERLEY a mis au point en 1947, 50, 51 une méthode consistant à couper des disques de feuilles et à les immerger dans l'eau.

La reprise d'une plante à nouveau arrosée n'est pas évidente si un certain seuil n'a pas été atteint. Pour le *Carex setifolia*, avec un déficit hydrique de 91 % dans les racines et de 81 % dans les feuilles, l'ancienne talle est complètement desséchée et de nouvelles pousses se développent à partir du rhizome. Si le seuil critique est depassé, aucune possibilité de reprise n'est envisageable et la plante meurt (DA, HUBAC et VARTANIAN, 1977).

Chez certaines plantes, les racines sont deux fois plus résistantes que les feuilles au transport de l'eau. Ce phénomène a été remarqué sur le tournesol et la tomate par JENSEN, TAYLOR et WIEBE (1961) et sur le soja, le haricot et le tournesol par BOYER (1971).

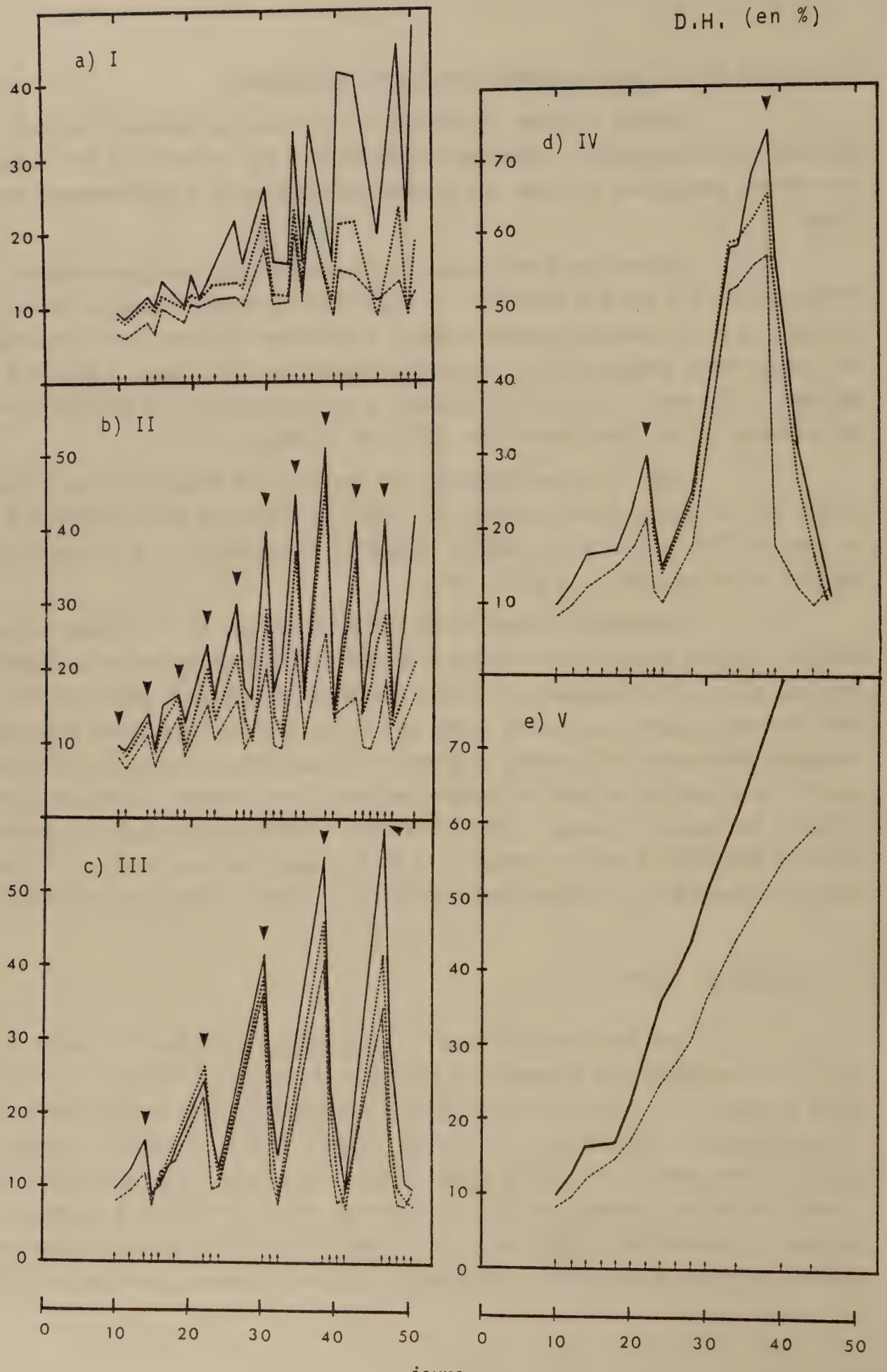
STEVENSON et SHAW (1971) ont constaté que la résistance de la feuille varie en fonction de la demande évaporative atmosphérique et du stress hydrique du sol. Le changement de l'état hydrique de la plante dépend de ces deux facteurs. Ainsi, une plante ayant subi un déficit hydrique causé par une transpiration excessive (demande évaporative atmosphérique élevée) au cours d'une courte durée dans la nature, retrouvera son équilibre lorsque le taux de transpiration diminuera. De même, si une absorption inadéquate (causé par un stress hydrique édaphique élevé) se produit, le stress dure plus longtemps et si l'arrosage ne reprend pas, la plante peut atteindre le stade de fanaison permanente.

b) Résultats (Fig. 16)

Les trois milieux dans le traitement I et jusqu'à 30 jours (fig. 16 a) montrent une augmentation rythmique du déficit hydrique. Au cours de cette période, il n'y a pas de différence significative entre les milieux riche et intermédiaire. Au-delà de 30 jours, les valeurs du D.H. du milieu intermédiaire s'approchent de celles du milieu pauvre. Le rythme est maintenu mais les valeurs maximales n'augmentent plus. Par contre, elles continuent à augmenter de façon rythmique dans le milieu riche. Un apport nutritif important augmente le déficit hydrique de manière significative et ceci d'autant plus que les plantes

FIG. 16 - DEFICIT HYDRIQUE

D.H. (en %)



vieillissent. Les valeurs minimales s'observent toujours 1 jour après l'irrigation.

Dans le traitement II (fig. 16 b), on n'observe pas de différence significative entre les trois milieux au début de la croissance. Le déficit hydrique des plantes des différentes conditions nutritives évolue d'une manière rythmique. Il est à remarquer que le D.H. du milieu intermédiaire est plus proche de celui du milieu pauvre. Quel que soit l'état nutritif des plantes, les valeurs les plus faibles se trouvent pratiquement 2 jours après l'irrigation.

L'évolution rythmique du déficit hydrique, dans le traitement III (fig. 16 c), suit le rythme d'irrigation imposé de manière assez nette, quelles que soient les conditions nutritives. Les valeurs maximales atteignent presque le plafond à 35 jours dans les milieux intermédiaire et pauvre mais elles continuent à augmenter en milieu riche. Les valeurs minimales se stabilisent dans les trois milieux à partir de 24 jours. La différence entre les trois conditions nutritives devient significative lorsque le stress hydrique s'accentue. Les valeurs les plus basses se trouvent pratiquement 4 jours après l'irrigation.

Dans le traitement IV (fig. 16 d), lorsque les plantes sont au début de leur développement et irriguées pour la première fois, les valeurs les plus basses du déficit hydrique s'observent 4 jours après l'irrigation. Mais 6 à 8 jours après l'intervention de la deuxième irrigation, le déficit hydrique affiche les valeurs les plus faibles et ceci dans les trois milieux.

L'évolution rythmique du déficit hydrique est similaire dans les trois milieux avec une différence significative lorsque le stress s'accentue.

Plus les plantes vieillissent, plus la différence devient significative entre les deux milieux dans le traitement V (fig. 16 e). Le déficit hydrique de ces deux milieux montre d'ailleurs une augmentation linéaire au cours du temps.

4. Potentiel hydrique Ψ

a) Bibliographie

Le potentiel hydrique est symbolisé par la lettre grecque Ψ et correspond, selon LAVAL-MARTIN et MAZLIAK (1979) "à l'énergie maximale récupérable à partir du mouvement de l'eau d'une solution aqueuse diminuée de l'énergie

maximale récupérable à partir de l'eau pure à la même température et à la pression atmosphérique". Par définition, le potentiel hydrique de l'eau pure est zéro, le potentiel hydrique d'une eau liée est négatif.

En milieu complexe tel que celui d'un tissu végétal, le potentiel hydrique peut se composer de plusieurs termes correspondant chacun à des phénomènes particuliers :

- Le potentiel osmotique (Ψ_s) qui résulte de la présence de soluté dans les cellules (principalement dans la vacuole).
- Le potentiel hydrostatique ou potentiel de turgescence (Ψ_T) qui se développe dans la cellule en réponse au potentiel osmotique et à la déformation élastique des parois cellulaires.
- Le potentiel matriciel (Ψ_m) produit par les forces d'inhibition des colloïdes et les forces capillaires dans les parois cellulosiques.

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_T + \Psi_m$$

Une baisse du potentiel hydrique des tissus ralentit la croissance et va même jusqu'à la stopper lorsque le potentiel atteint -3 à -4 bars (BOYER, 1968 ; ACEVEDO, HSIAO et HENDERSON, 1971). Chez le tournesol, BOYER (1968) indique qu'avec un potentiel hydrique de -2 bars, la croissance cellulaire est inhibée et cesse totalement entre -3,5 est -4 bars.

HSIAO, ACEVEDO et HENDERSON (1970) ont remarqué sur le maïs que, même un faible stress hydrique, réduisait considérablement l'élongation des feuilles. Lorsque le potentiel était de l'ordre de -3 à -4 bars, l'élongation des feuilles diminuait de 10 %, mais lorsque le potentiel hydrique de feuilles était - 6,5 bars, l'élongation s'arrêtait. Malgré cela, aucune fanaison visible n'a été observée sur les plantes. Ces résultats concordent dans l'ensemble avec ceux de BOYER (1968).

Selon MILLAR et GARDNER (1972), lorsque le potentiel hydrique foliaire atteint -8 bars, le taux de production de matière sèche baisse rapidement. Sur le *Panicum maximum*, LUDLOW et NG (1976) ont observé que plus le potentiel foliaire diminuait, plus le nombre de feuilles mortes augmentait et lorsqu'il atteint presque -100 bars, toutes les feuilles meurent. A -12 bars, l'élongation des feuilles s'arrêt, et après l'arrosage, les jeunes feuilles reprennent, même après avoir été soumises à -90 bars.

D'après DUBE (1972), le potentiel hydrique de maïs partiellement déshydratés passe de -10, -11 bars à -0,1 bar en 7 à 12 minutes après l'arrosage. Soumises à des conditions plus sévères, les plantes ont alors besoin de 90 minutes pour revenir à la même valeur. Des plantes de *Helianthus annuus* ont retrouvé un potentiel hydrique foliaire égal à celui des témoins après 12 heures d'arrosage après avoir subi un potentiel hydrique foliaire de -23 bars (JONES et TURNER, 1980).

IKE et THURTELL (1981) ont noté chez le manioc *Manihot esculenta* que, pour un stress léger, le potentiel hydrique foliaire atteignait la même valeur que les témoins, soit -1,5 bar. Par contre, au cours d'un stress sévère, le potentiel hydrique n'atteignait que -3,5 bars. Les auteurs ont donc été amenés à conclure que pour le manioc, le degré de reprise du potentiel hydrique foliaire dépendait de la sévérité du stress hydrique.

C'est de l'équilibre entre l'humidité du sol et celle de l'air que dépend l'état hydrique des plantes, et c'est ce qui a permis à plusieurs auteurs (GAVANDE et TAYLOR, 1967 ; VARTANIAN et VIEIRA DA SILVA, 1968) de suivre l'évolution des gradients du potentiel hydrique en fonction de la demande évaporative et du potentiel hydrique du sol.

La circulation de l'eau dans le système sol - plante - atmosphère est contrôlée par l'action d'un gradient du potentiel hydrique entre les différentes parties du système. Il s'avère donc nécessaire de suivre l'évolution de ces gradients produits par la plante dans différentes conditions de culture car les gradients du potentiel hydrique reflètent les réponses de la plante à ces différentes conditions.

Lorsque les conditions hydriques et les conditions de transpiration sont normales, le potentiel hydrique racinaire est plus élevé que le potentiel hydrique de la partie aérienne. D'après SLATYER (1957), quand la transpiration est élevée ou l'absorption hydrique du sol insuffisante, le potentiel hydrique de la partie aérienne peut baisser. Mais dès que la transpiration cesse, le système sol - plante retrouve son équilibre graduel.

Les plantes subissent fréquemment un potentiel hydrique atmosphérique très bas de plusieurs centaines de bars, mais le potentiel hydrique foliaire ne descend en dessous de -20, -30 bars qu'en cas de fort dessèchement.

En règle générale, au dessous de -100 bars de potentiel hydrique, la plante ne peut pas fonctionner. Néanmoins, certains lichens possèdent des

tissus photosynthétiques survivant plusieurs mois sous un potentiel hydrique de -3000 bars ou des plantes comme le *Borya nitida* qui peuvent faire face à un potentiel hydrique de -1000 bars. (GAFF, 1977; JONES, TURNER et OSMOND, 1979).

Le potentiel hydrique des feuilles hautes est plus élevé en valeur absolue que celui des feuilles basses (TURNER et BEGG, 1973 ; HELLKVIST, RICHARDS et JARVIS, 1974).

JARVIS et JARVIS (1963) ont remarqué qu'un potentiel hydrique bas provoquait une légère stimulation de la croissance racinaire.

Pour l' *Atriplex polycarpa*, si la teneur en eau du sol diminue, le potentiel hydrique des racines et de la tige baisse mais la différence du potentiel hydrique entre la tige et les racines est plus ou moins constante et se situe entre -10 et -14 bars.

Ψ des plantes

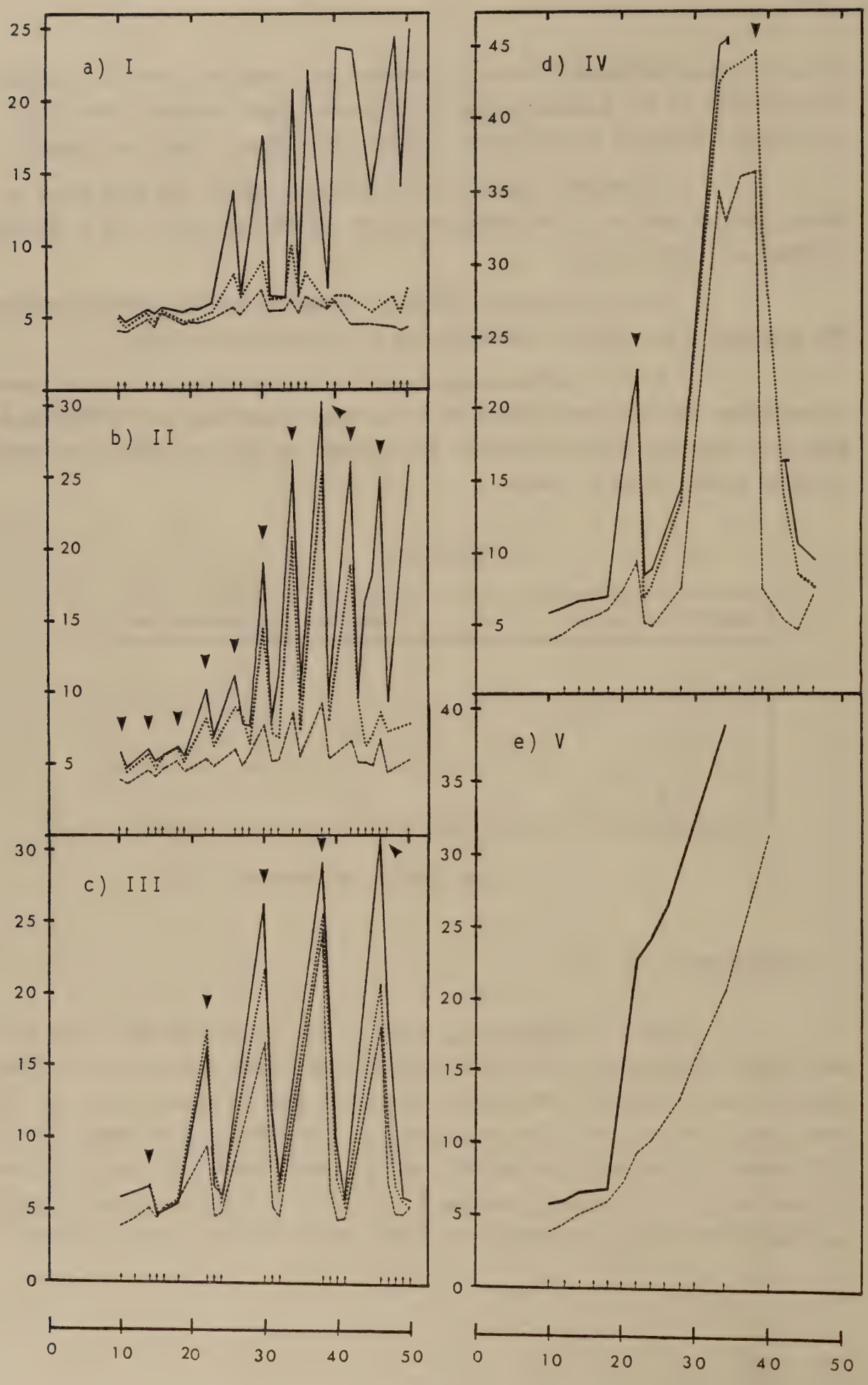
Humidité du sol	*Tige*	*Racines*	*Tige/Racines*
17,5	-16	- 2	-14
5,9	-31	-17	-14
5,4	-41	-31	-10

d'après SANKARY et BARBOUR (1972)

b) Résultats (Fig. 17)

Dans le traitement I (fig. 17 a), les plantes des trois conditions nutritives ne montrent, jusqu'à 26 jours, qu'une légère augmentation du potentiel hydrique. Une oscillation importante se produit dans le milieu riche; la différence entre les valeurs minima et maxima est considérable. Par exemple, le Ψ à 30 jours (le jour de l'irrigation) est -21 bars, tombe à -7 bars à 35 jours (1 jour après l'irrigation), remonte à -22 bars à 36 jours et ainsi de suite. Les deux autres milieux montrent une légère oscillation au cours du temps.

FIG. 17 - POTENTIEL HYDRIQUE Ψ (en -bars)



Il faut préciser que les valeurs minima et maxima (les maxima commencent à augmenter à partir de 40 jours) du Ψ continuent à augmenter au cours du vieillissement en milieu riche. Par contre, elles se stabilisent à partir de 30 jours dans les milieux intermédiaire et pauvre. Le faible apport nutritif initial ne modifie guère l'évolution du Ψ par rapport au milieu pauvre. Cette évolution prend un caractère rythmique en milieu riche; elle est moins sensible dans les deux autres milieux.

L'évolution rythmique du potentiel hydrique est plus évidente dans le traitement II (fig. 17 b) qu'en I. Les valeurs du Ψ du milieu intermédiaire rejoignent celles du milieu riche jusqu'à 40 jours environ où la sénescence des feuilles dans le milieu intermédiaire joue un rôle en les augmentant. Les valeurs minima atteignent un plateau à partir de 30 jours dans les trois conditions nutritives. Par contre, les valeurs maxima montrent une relative stabilisation dans les milieux intermédiaire et pauvre et une légère augmentation au cours du temps dans le milieu riche. Dans les milieux riche et intermédiaire, la différence considérable entre les valeurs minima et maxima se traduit par une oscillation importante. Le potentiel hydrique atteint son maximum 1 à 2 jours après l'irrigation dans les trois milieux.

Les valeurs du potentiel hydrique des trois conditions nutritives se rejoignent dans le traitement III (fig. 17 c) montrant une oscillation considérable selon leur rythme d'irrigation. Les valeurs minima s'accentuent continuellement au cours du temps dans le milieu riche avec une relative stabilité des valeurs maxima. Par contre, les maxima et les minima se stabilisent dans les milieux intermédiaire et pauvre à partir de 26 à 30 jours. D'une manière générale, la différence entre les trois milieux devient moins ou pas significative, toujours 3 à 4 jours après l'irrigation lorsque les valeurs du Ψ atteignent leur maximum.

Une différence significative du potentiel hydrique apparaît entre les différents milieux avant l'irrigation dans le traitement IV (fig. 17 d). Une évolution similaire s'observe dans les trois milieux avec tout de même un Ψ plus élevé dans le milieu pauvre. Il atteint son maximum 2 à 3 jours après l'intervention de la première irrigation et 6 à 8 jours après la deuxième irrigation (au-delà de 34 jours, il n'est techniquement pas possible de mesurer le Ψ des plantes du milieu riche : la bombe à pression utilisée ne dépasse pas les valeurs de -50 à -55 bars).

Bien que les valeurs du potentiel hydrique soient assez voisines entre les deux milieux dans le traitement V (fig. 17 e), elles deviennent toutefois de plus en plus significatives lorsque les plantes viellissent (comme le D.H.).

Un apport nutritif abaisse nettement le potentiel hydrique dans tous les rythmes d'irrigations ou même au cours d'une sécheresse prolongée. Il faut noter que, lorsque les intervalles entre les irrigations augmentent, les différences de comportement entre les plantes des trois conditions nutritives s'estompent.

5. Relation entre le potentiel hydrique Ψ et le déficit de saturation hydrique D.H.

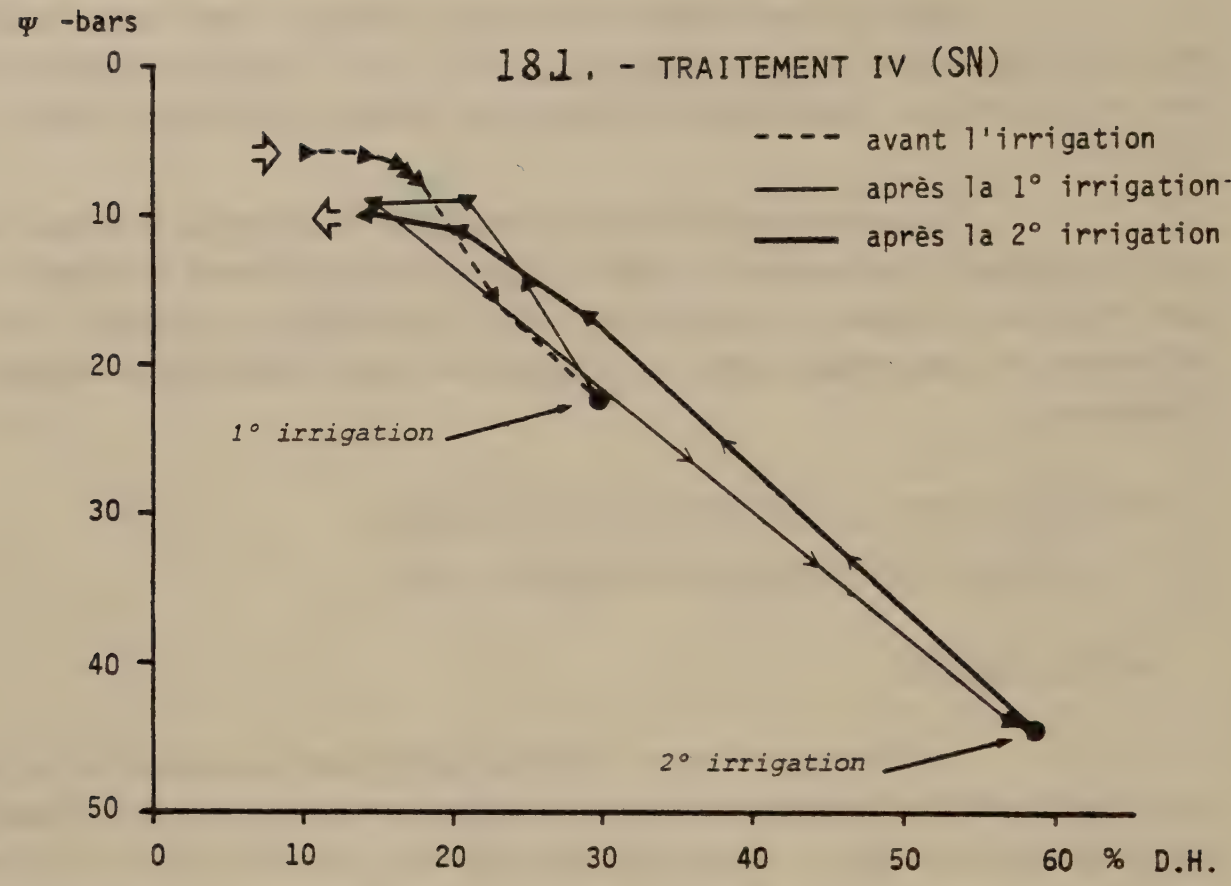
a) Bibliographie

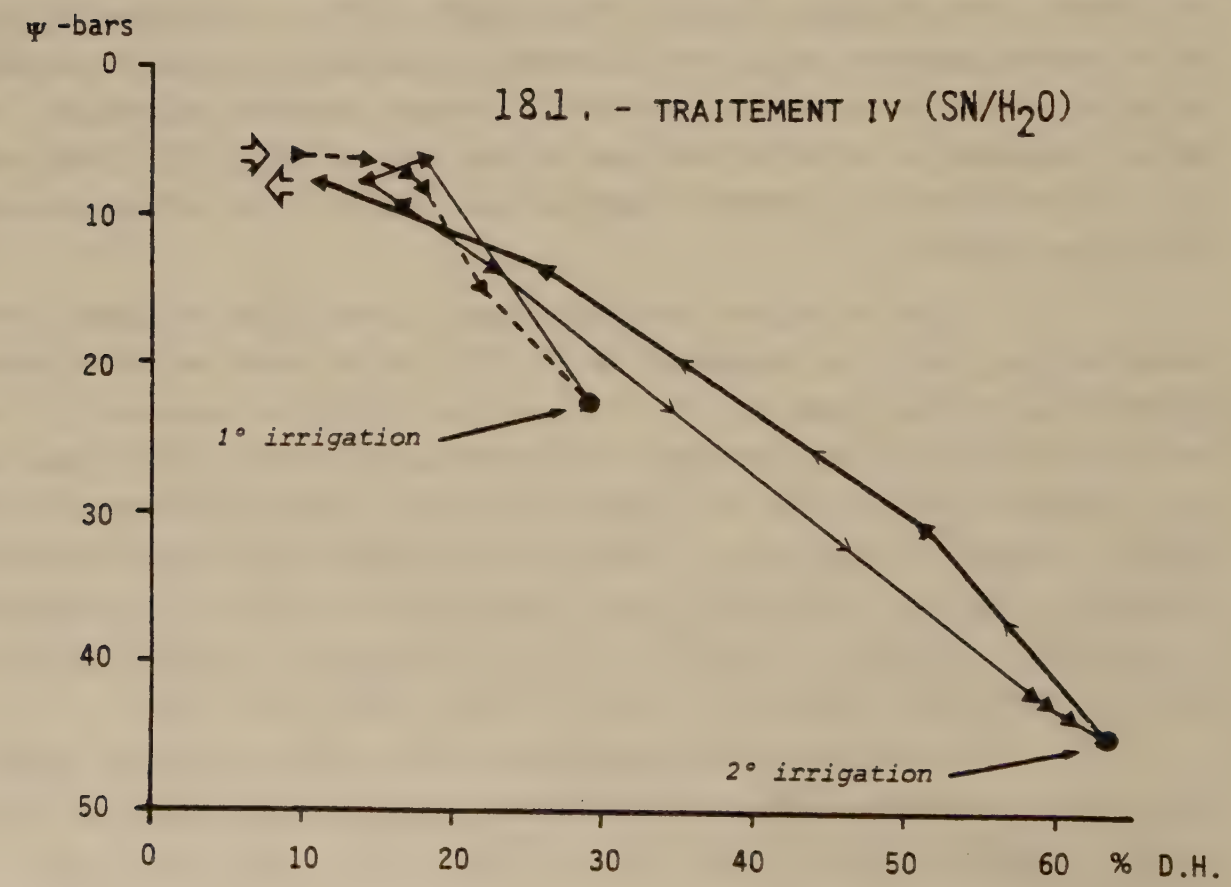
La relation existant entre les différents potentiels et la teneur en eau ou le déficit hydrique des tissus végétaux est plus ou moins complexe. Les conditions de croissance, l'origine spécifique des tissus et l'âge de la plante font varier cette relation (SLATYER, 1960; BERGER, 1973). La réduction du potentiel de turgescence provoque une baisse du potentiel hydrique et lorsque le potentiel de turgescence approche de zéro, le déficit hydrique augmente, accompagné d'un faible changement du potentiel hydrique des feuilles. HSIAO (1973) a donc conclu que la relation entre le potentiel hydrique des feuilles et le déficit hydrique n'était pas linéaire.

Chez *Zea mays* et *Sorghum vulgare*, SANCHEZ-DIAZ et KRAMER (1971) constatent que, lors d'un changement de 10 à 15 % de la teneur relative en eau, le potentiel hydrique tombe de 0 à -10 ou -15 bars (point de fanaison). Si le potentiel hydrique baisse à nouveau, cela entraîne une réduction très importante de la teneur relative en eau de l'ordre de 30 à 40 %. Pour une grande partie des plantes, une modification de 5 à 10 bars de leur potentiel hydrique entraîne un changement d'environ 5 % de leur teneur totale en eau, modifiant la concentration des substances osmotiques. NEUMANN et al. (1974) montrent qu'on peut avoir des valeurs de potentiel hydrique de -3 à -8 bars en transpiration nulle.

En constatant les variations de $\Psi = f$ (D.H.) dans les organes des plantes, certains auteurs dont WEATHERLEY et SLATYER (1957), SLATYER (1960), CONNOR et TUNSTALL (1968), SANCHEZ-DIAZ et KRAMER (1971), PONTAILLER (1979) et ATAYI (1980) ont tiré un certain nombre de conclusions sur leur degré de résistance

FIG. 18 - RELATION ENTRE LE Ψ ET LE D.H.





à la sécheresse : une plante (ou même un organe) est considérée comme plus résistante qu'une autre lorsqu'elle montre un déficit hydrique plus faible pour un même potentiel hydrique.

Bien que JARVIS et JARVIS (1963) aient partiellement confirmé ces resultats à travers leurs travaux sur des plantes d'espèces forestières, nombreux sont ceux qui ont soit contesté, soit émis des réserves sur ce mode de classification. NOY-MEIR et GINZBURG (1969) notamment trouvent une variation assez importante entre la relation Ψ = f (D.H.) chez l'*Atriplex halimus* et *Ceratonia siliqua* , bien que ces deux espèces soient résistantaes à la sécheresse. GAFF et CHURCHILL (1976) montrent que la courbe de *Borya nitida* (une plante très résistante à la sécheresse) se situe entre l'*Acacia harpophylla* qui survit à -80 bars du Ψ et le *Sorghum spp.* qui ne peut pas survivre généralement à -20 bars. La relation entre ces deux paramètres (Ψ et D.H.) renseigne tout de même sur les possibilités hydriques des plantes soumises à une sécheresse (VIEIRA DA SILVA, 1970).

b) Résultats

- Plantes irriguées tous les 16 jours (traitement IV, Fig. 18.1.)

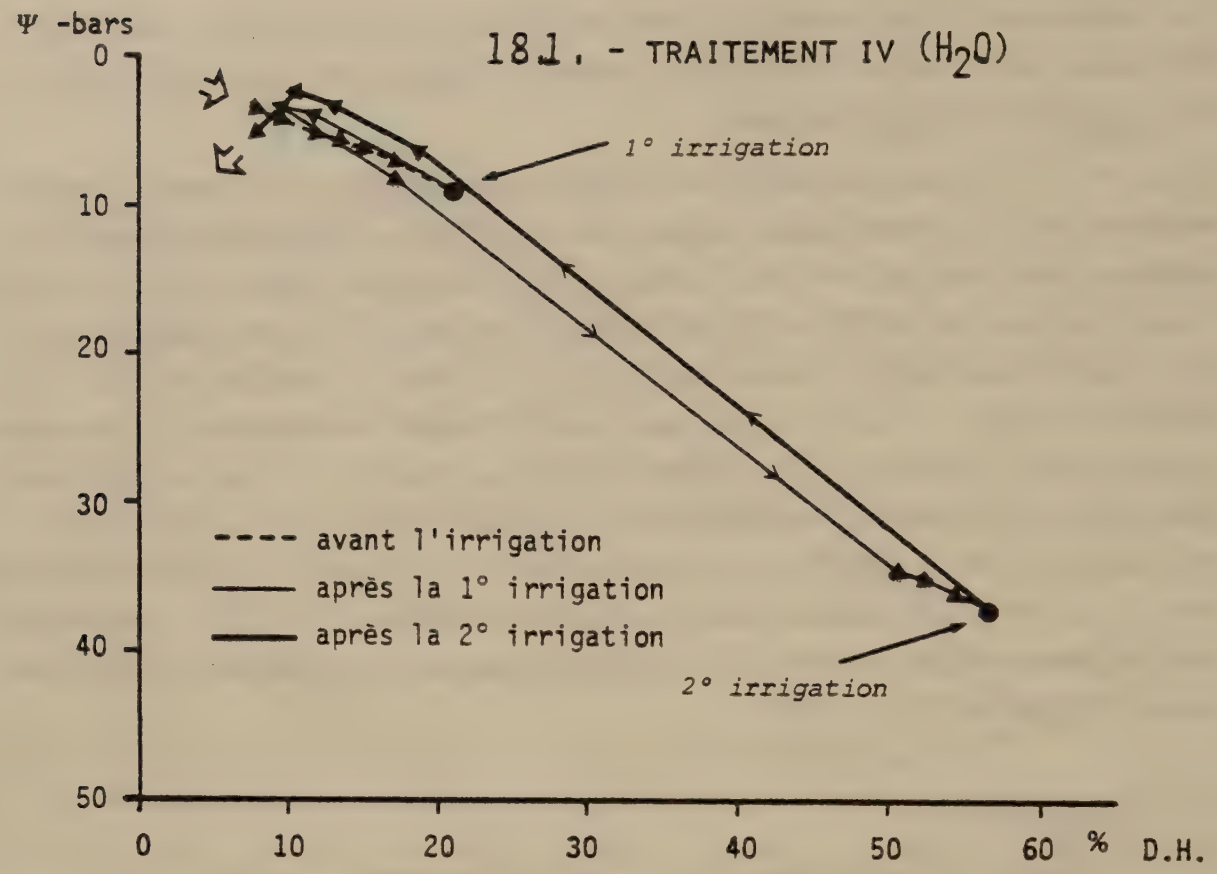
Dans les milieux riche et intermédiaire et au début de la croissance (avant la première irrigation), le D.H. augmente progressivement, alors que le Ψ montre une relative stabilité ou une légère baisse. Au delà de 17 %, une faible augmentation du D.H. entraîne une chute rapide et brutale du Ψ. Il semble donc qu'il y ait un seuil critique du D.H. à partir duquel les plantes abaissent leur potentiel hydrique. Ce phénomène ne s'observe pas dans le milieu pauvre.

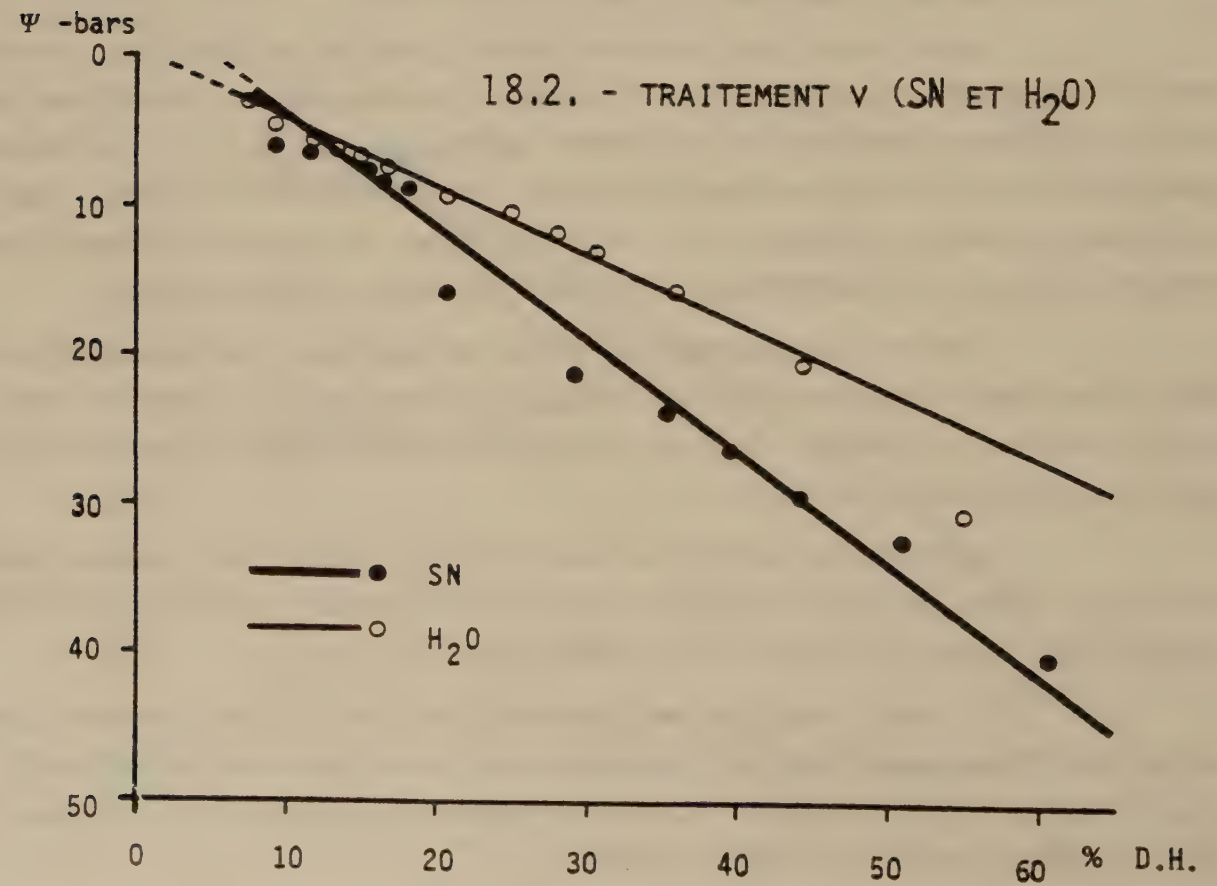
Avec un apport nutritif, faible ou important, le niveau du potentiel après la deuxième irrigation n'atteint pas celui obtenu après la première irrigation ; de même, le dernier n'atteint pas celui observé avant la première irrigation (au début de la croissance).

Les plantes recevant un apport nutritif important, peuvent abaisser leur Ψ à un niveau inférieur à celles ayant un faible apport nutritif ou à celles ne recevant qu'un apport hydrique pour le même niveau du D.H.

Il semble donc que les plantes du milieu riche en éléments minéraux montrent une plus grande faculté d'adaptation au stress hydrique que celles du milieu à faible apport nutritif. Il en va de même pour ces dernières à l'égard de celles du milieu pauvre en éléments minéraux.

FIG. 18 - RELATION ENTRE LE Ψ ET LE D.H.





- Plantes asséchées jusqu'à la mort (traitement V, fig. 18.2.)

Bien que l'évolution soit presque similaire au début de la croissance dans les deux milieux, les plantes du milieu pauvre montrent une augmentation assez importante du D.H., accompagnée d'une baisse relativement légère du Ψ. Par contre, les plantes à faible apport nutritif abaissent considérablement leur potentiel hydrique pour le même D.H. Cela signifie que, même dans le cas d'une sécheresse prolongée, le faible apport nutritif améliore sensiblement la capacité d'adaptation à la sécheresse et cela d'autant plus que la sécheresse s'accentue et que les plantes vieillissent.

6. Potentiel osmotique Ψ_s

a) Bibliographie

Il existe chez les plantes au moins deux possibilités pour baisser le potentiel osmotique; d'une part la déshydratation qui entraîne une concentration des solutés dans les tissus et d'autre part, l'augmentation de la quantité de solutés dans chaque cellule. Cette dernière modification s'obtient par un soluté pur ou par la production interne de substances osmotiquement actives. Selon JONES, OSMOND et TURNER (1980), c'est l'absorption des ions ou l'accumulation des solutés organiques qui permettent l'ajustement osmotique.

Un effort considérable doit être consacré pour l'ajustement et le potentiel osmotique car, grâce à ceux-ci, des processus métaboliques dépendant de la turgescence continuent à se manifester malgré un potentiel hydrique bas (HSIAO et al., 1976 ; TURNER et JONES, 1980). Pour une certaine teneur en eau, on observe une baisse du potentiel osmotique chez les plantes. Ainsi, pour un même potentiel hydrique total, il est possible de maintenir une pression de turgescence élevée (MEYER et BOYER, 1972 ; TURNER, 1974 ; HINCKLEY et al., 1978 ; TYREE et al., 1978).

Lors d'un déficit hydrique, les caractéristiques de la relation hydrique des feuilles peuvent être modifiées afin de leur permettre de faire face au stress hydrique des tissus. Certaines espèces soumises à un déficit hydrique, peuvent accumuler une grande quantité et soluté osmotique ce qui permet un ajustement osmotique pour que la turgescence et les fonctions physiologiques se poursuivent lorsque le potentiel hydrique des feuilles est bas (HSIAO et al., 1976 ; TURNER, 1979).

VIERA DA SILVA (1968) a montré sur un cotonnier soumis à un stress hydrique que l'augmentation du taux spécifique des sucres solubles formés par hydrolyse s'accompagnait d'une diminution du potentiel osmotique du suc cellulaire. Pour HUBAC, FERRAN et GUERRIER (1972, 1977), en cas de sécheresse, la proline et le saccharose, entre autre, jouent le rôle de régulateur osmotique et permettent de maintenir une pression élevée au niveau cellulaire. Il faut souligner que, si l'on réalise un apport de proline ou de saccharose, la résistance à la sécheresse augmente.

L'ajustement osmotique n'est pas permanent et disparaît lorsqu'on reprend l'arrosage des plantes soumises à la sécheresse (MORGAN, 1977 ; STOUT et SIMPSON, 1978).

L'accumulation du sucre ou d'acide carboxylique peut, selon JONES, TURNER et OSMOND (1979) permettre une diminution du potentiel osmotique de -5 à -10 bars.

C'est l'augmentation de la teneur en solutés dans les cellules (grâce à un ajustement osmotique efficace) qui provoque la diminution du potentiel osmotique et pas seulement la diminution de la teneur en eau (HSIAO et al., 1976 ; MUNNS, BRADY et BARLOW, 1979). Selon OSMOND, BJOERKMAN et ANDERSON (1980), la plupart des plantes montrent une certaine capacité d'ajustement contre la dessiccation, car elles sont capables d'accumuler des solutés permettant aux cellules de garder une certaine turgescence malgré une faible teneur en eau.

Pour déterminer l'état hydrique des végétaux, certains chercheurs utilisent fréquemment le potentiel osmotique de la cellule. D'après WALTER (1931) et WEATHERLEY (1970), le potentiel osmotique est plus significatif que le potentiel hydrique total. C'est ainsi que WALTER a été amené à affirmer que les niveaux d'inhibition et d'hydratation du protoplasme étaient plus liés au potentiel osmotique qu'au potentiel hydrique. Des expériences d'irrigation sur des luzernes, du blé, de l'orge, de l'avoine, des betteraces et des pommes de terre faites par BAUMAN (1955, cité par KREEB) ont montré que le potentiel osmotique permettait de déterminer le rythme d'irrigation de façon plus précise que les mesures de l'humidité du sol (BOUYOUCOS, block tensiometer). BAUMAN remarque qu'il existe une relation étroite entre la production et la valeur du potentiel osmotique.

Dans les régions arides irriguées, les plantes n'ont qu'une faible turgescence pendant de longues périodes. On observe alors que la pression osmotique est assez proche de la force de succion ce qui permet de pouvoir la consi-

dérer comme une mesure approximative de l'hydratation. Une importante diminution de la production s'observe lors de l'accroissement de la pression osmotique des cellules végétales (STOCKER, 1961).

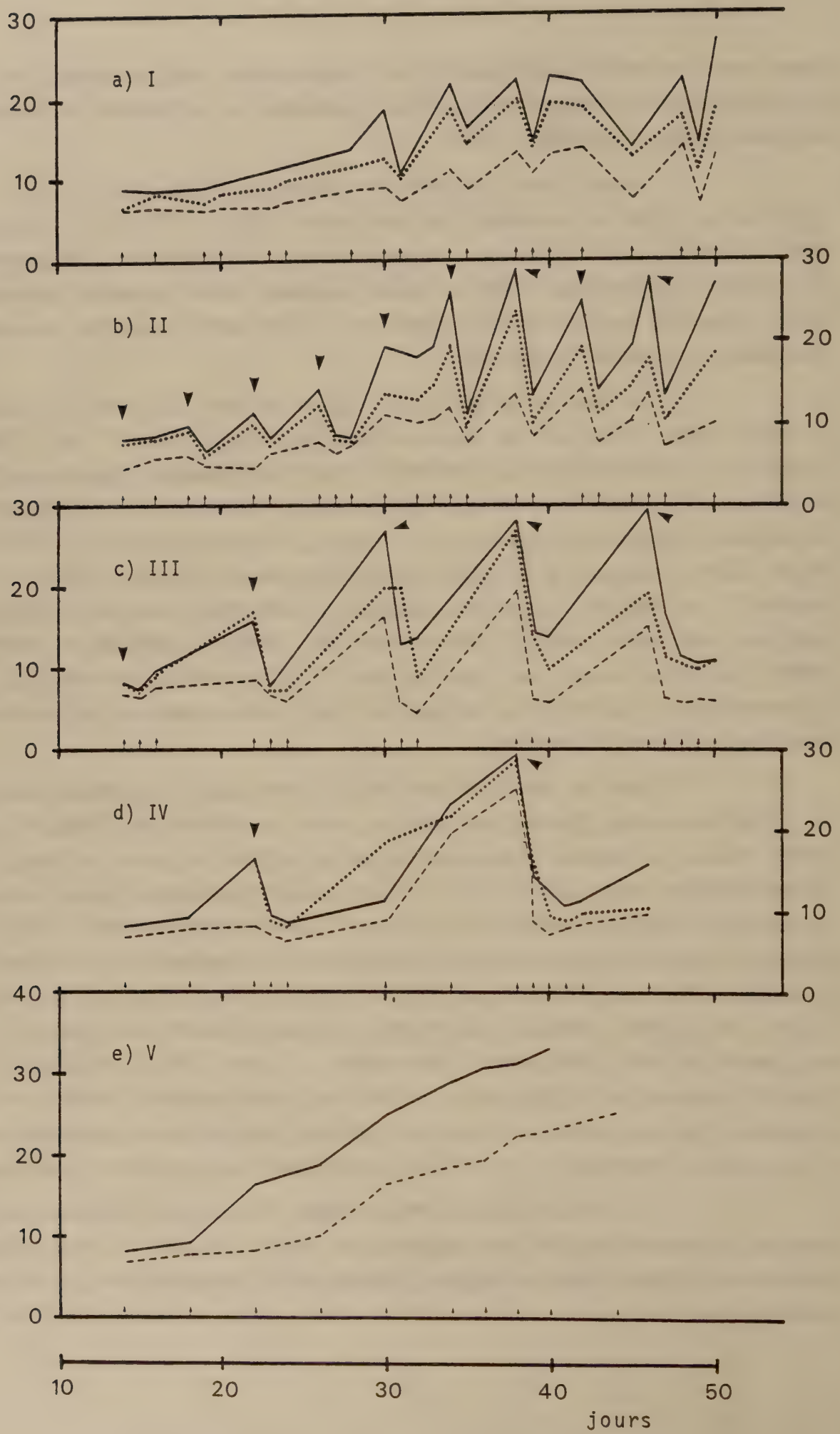
En utilisant la méthode d'aspersion, KREEB (1957, 61, 63) a montré (expériences faites en Abu-Ghraib en Irak entre 1956 et 1958) qu'il existait une relation entre la production et l'intensité de l'irrigation car l'augmentation de la disponibilité hydrique entraîne un accroissement de la pression osmotique. KREEB a remarqué que la pression osmotique la plus haute avait été obtenue dans le traitement de moindre irrigation.

Sur des cultures de chou, pomme de terre et tomate en plein champ, irriguées après avoir subi une pression osmotique de 8, 10 et 12 atm., LOBOV (1951) a noté que la diminution de la production était inversement proportionnelle à l'augmentation de la pression osmotique (sauf pour la tomate qui n'a pas montré de différences significatives entre 8 et 10 atm.). D'après HSIAO et al. (1976), certaines plantes soumises à un déficit hydrique, peuvent survivre, grâce à leur capacité à maintenir un potentiel osmotique, leur permettant une turgescence positive lorsque le potentiel hydrique est bas. OSMOND, BJOERKMAN et ANDERSON (1980) considèrent aussi que c'est la capacité d'ajustement osmotique qui détermine la poursuite de l'activité physiologique d'une plante soumise à une carence hydrique dans les conditions naturelles.

Dans le cas de stress hydrique prolongé, l'ajustement osmotique est un mécanisme des plantes pour lutter contre la sécheresse. HINCKLEY et al. (1980) voient le potentiel osmotique du sorgho, cultivé en serre et soumis à un stress hydrique lent, baisser de -4 bars en pleine turgescence quand le potentiel hydrique des feuilles tombe de -4 à -9 et -16 bars. JONES et TURNER (1978) ont noté que le stress hydrique devait être imposé tres lentement afin de provoquer un ajustement osmotique efficace, car celui-ci serait perturbé en cas de sécheresse rapide. Les plantes soumises à un stress hydrique possèdent des capacités d'ajustement osmotique très différentes d'une espèce à l'autre (TURNER et JONES, 1980). Il a été remarqué par WILSON et al. (1980) sur trois espèces d'herbes (*Heteropogon contortus*, *Panicum maximum* et *Cenchrus ciliaris*) que celles-ci pouvaient survivre à un potentiel hydrique de -100 à -120 bars grâce à un ajustement osmotique.

Un déficit hydrique relativement faible peut entraîner une réduction de la surface foliaire par rapport à un témoin irrigué. Si l'on considère la surface foliaire comme un facteur limitant de la photosynthèse, ce stress hydrique peut donc agir sur la production finale de la culture. JARVIS et JARVIS

FIG. 19.1. - POTENTIEL OSMOTIQUE Ψ_s (en -bars)
- ORGANES AERIENS



(1963) ont noté une relation directe entre la diminution du potentiel osmotique des racines et l'expansion foliaire qui provoque une baisse de la surface foliaire spécifique. Lorsque le potentiel osmotique est bas, JARVIS et JARVIS ont observé une baisse du poids sec total, des feuilles, de la tige, de RGR, de la surface foliaire, de la surface foliaire spécifique et de la transpiration. Pour NAR, du fait de la stimulation de la croissance des racines, le phénomène n'est pas aussi évident qu'il paraît.

Prenant pour objet l'étude des racines de plantules de petits pois agées de 3 à 5 jours et cultivées dans un sol de potentiel hydrique variant entre -2,8 et -8,3 bars, GREACEN et OH (1972) ont remarqué que le potentiel de turgescence des racines se maintenait à un niveau constant grâce à l'ajustement osmotique qui faisait baisser le potentiel osmotique à -7,0 bars. La variation du potentiel hydrique du sol n'a pratiquement pas affecté le taux de croissance, ceci probablement grâce à un ajustement osmotique efficace.

VARTANIAN (1977), sur *Sinapis alba*, a remarqué au cours d'une sécheresse prolongée que le potentiel osmotique diminuait plus lentement au début de l'assèchement que le potentiel hydrique des feuilles. Mais à partir de 18 jours, il atteint des valeurs plus basses que celles du potentiel hydrique. VARTANIAN attribue la diminution du potentiel osmotique à la déshydratation des plantes d'une part, et à une augmentation active des solutés d'autre part, indiquant l'existence d'un ajustement osmotique.

b) Résultats

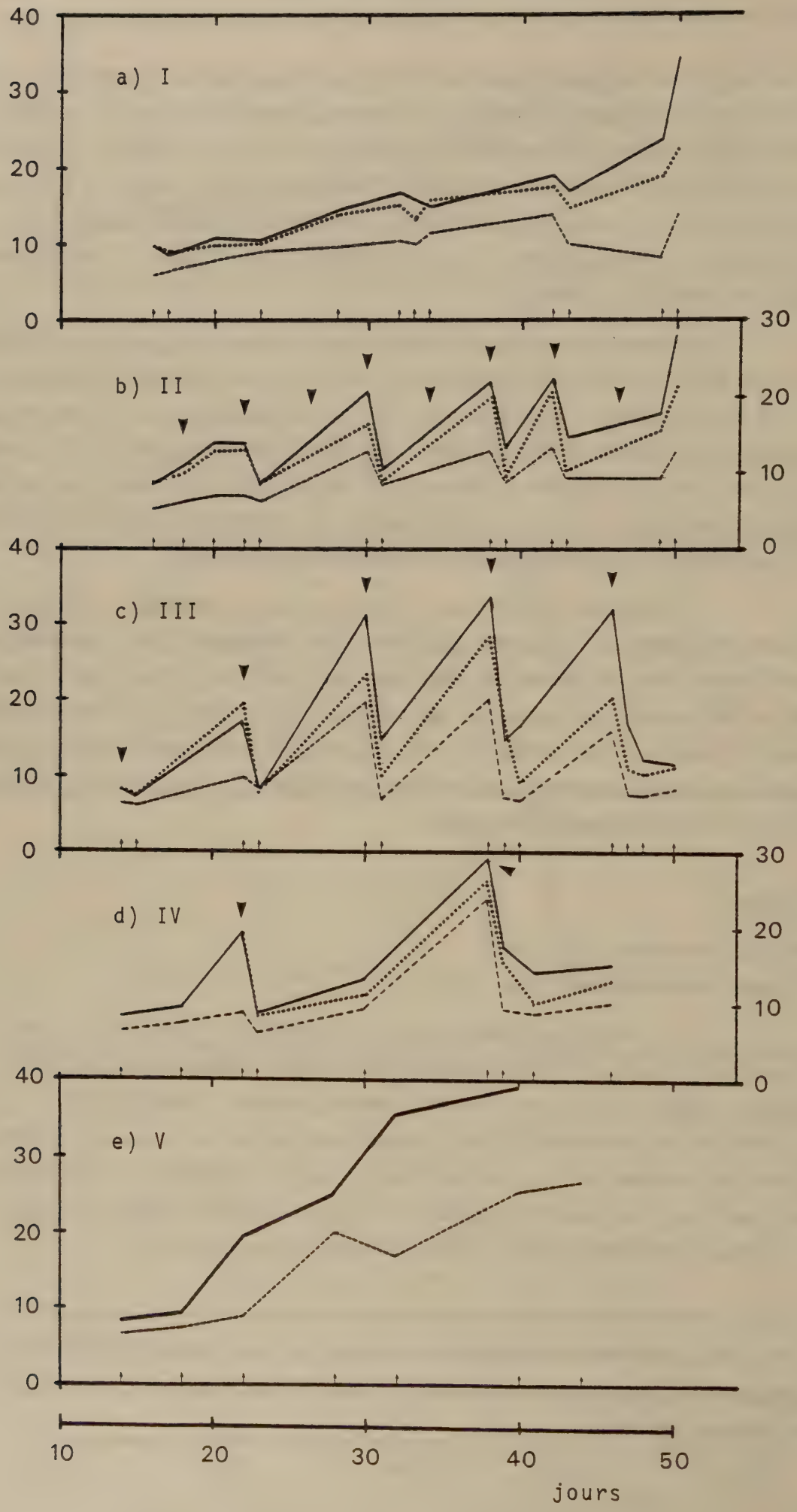
- Organes aériens : Fig. 19.1.
- Organes souterrains* : Fig. 19.2.

Le potentiel osmotique du traitement I (fig. 19.1. a et 19.2. a) dans les conditions nutritives montrent une légère augmentation au début de la croissance (jusqu'à 28 jours). Pendant cette période, l'évolution du Ψ_s des organes aériens et souterrains est presque similaire. Les valeurs du potentiel osmotique des organes aériens des milieux riche et intermédiaire se rapprochent et montrent des oscillations plus nettes que dans le milieu pauvre qui suit, malgré tout, le même comportement mais avec des valeurs supérieures.

---

* *Du fait de l'extrême difficulté à extraire le jus, les prélèvements effectués sur les organes souterrains sont moins fréquents que ceux sur les organes aériens.*

FIG. 19.2. - POTENTIEL OSMOTIQUE Ψ_s (en -bars)
- ORGANES SOUTERRAINS



Dans les trois milieux, les valeurs les plus élevées se trouvent 1 jour après l'irrigation. Les valeurs minima et maxima du Ψ_s des organes aériens se stabilisent à partir de 32 à 34 jours et ceci dans les milieux intermédiaire et pauvre mais celles des organes souterrains se stabilisent à partir de 34 jours en milieu pauvre.

Les oscillations du potentiel osmotique dans le traitement II (fig. 19.1. b et 19.2. b) apparaissent plus tôt qu'en I. Ses valeurs, dans les trois conditions nutritives, se rapprochent de plus en plus. Il y a une stabilisation des valeurs maxima et minima des organes aériens à partir de 32 à 34 jours dans les trois milieux. Cependant, les valeurs minima des organes souterrains continuent à augmenter dans les milieux riche et intermédiaire. Dans les trois milieux, les valeurs les plus élevées s'observent 1 à 2 jours après l'irrigation.

Le traitement III (fig. 19.1. c et 19.2. c) montre une évolution du potentiel osmotique quasi similaire entre les trois milieux, surtout au début de la croissance et jusqu'à 40 jours. Les valeurs minima et maxima s'accentuent légèrement au cours du temps dans le milieu riche mais elles sont presque stables dans les milieux intermédiaire et pauvre à partir de 30 jours. Toutefois, une tendance à l'augmentation se manifeste en fin de cycle. Dans les trois milieux, le potentiel osmotique le plus haut des organes aériens et souterrains s'observe 3 à 4 jours après l'irrigation.

Dans le traitement IV (fig. 19.1. d et 19.2. d), la diminution du potentiel osmotique en milieu pauvre est moins rapide que dans les autres milieux au début de la croissance. Dans les trois milieux, l'évolution est presque similaire à partir de 22 à 25 jours. Quelles que soient les conditions nutritives, le Ψ_s atteint presque le même niveau le jour où l'irrigation doit intervenir (à 38 jours). On observe toutefois que les valeurs les plus élevées se trouvent dans le milieu pauvre. Dans les trois milieux, les valeurs supérieures du Ψ_s se manifestent 3 à 4 jours après l'intervention de la deuxième irrigation.

En ce qui concerne le potentiel osmotique des organes aériens, l'écart que l'on repère à partir de 18 jours dans le traitement V (fig. 19.1. e et 19.2. e) reste pratiquement constant jusqu'à la mort. Il augmente au cours du temps pour le Ψ_s des organes souterrains.
Donc, un faible apport nutritif au départ joue un rôle assez important sur l'état osmotique des plantes soumises à une sécheresse prolongée.

Les valeurs minimales du potentiel osmotique (aérien ou souterrain) s'observent avec un apport nutritif important, quels que soient les rythmes d'irrigation. Mais plus la période entre deux irrigations augmente, plus l'influence des conditions nutritives s'atténue.

D'une manière générale, les valeurs du Ψ_s des organes souterrains sont plus basses que celles des organes aériens, quel que soit l'état hydrique des plantes.

CONCLUSIONS

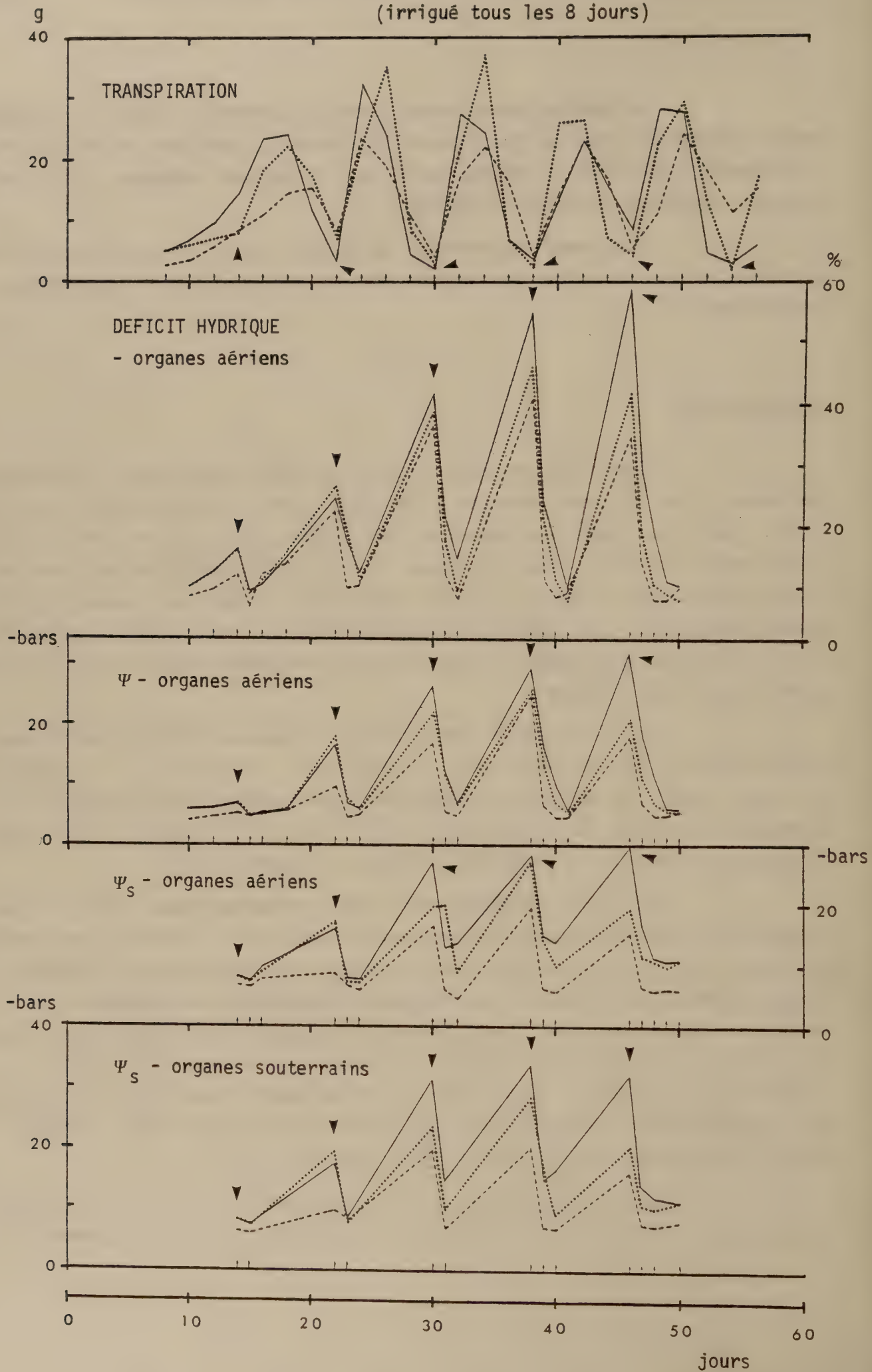
Lorsqu'on prend en considération seulement la biomasse aérienne, les plantes montrent une efficience transpiratoire qui ne varie guère au cours du temps et ceci, quels que soient leurs conditions nutritives et leurs rythmes d'irrigation. Néanmoins, une sécheresse prolongée provoque la plus mauvaise efficience transpiratoire : pour produire 1 g de matière sèche aérienne, les plantes soumises à une sécheresse prolongée transpirent deux fois plus que celles irriguées tous les 2 jours.

Si l'on tient compte de la biomasse totale (aérienne et souterraine), on constate que l'efficience transpiratoire s'améliore d'autant plus que le stress hydrique s'accentue. Ces résultats concordent avec ceux de JARVIS et JARVIS (1963) et RAWSON (1979), mais divergent de ceux de MANNING, MILLER et TEARE (1977).

En 1932, TRUMBLE avait déjà remarqué que l'efficience transpiratoire était meilleure chez les plantes recevant une nutrition azotée. Ceci a été confirmé par de nombreux auteurs dont BLANCHET, BOSC et MAERTENS (1969). Les résultats présents sur *Sinapis alba* montrent également que l'efficience transpiratoire s'améliore d'autant plus que les conditions nutritives sont favorables, dans tous les rythmes d'irrigation. Par ailleurs, l'alimentation minérale manifeste une amélioration sensible de l'efficience transpiratoire, même au cours d'une sécheresse sévère (traitements IV et V).

Quels que soient les paramètres utilisés pour relater l'évolution hydrique des plantes au cours de leur développement, on

FIG. 20 - PARAMETRES HYDRIQUES DU TRAITEMENT III
(irrigué tous les 8 jours)



note une similarité des réponses tout à fait remarquable : tous les paramètres hydriques étudiés indiquent, de manière frappante, que les plantes, au cours de l'expérience, se comportent dans leur équilibre hydrique en fonction des rythmes d'irrigation précédemment déterminés : la transpiration, le déficit de saturation hydrique, le potentiel hydrique et le potentiel osmotique présentent presque toujours les valeurs les moins accentuées à mi-chemin de la période entre deux irrigations et ceci, quels que soient les rythmes appliqués (la fig. 20 montre tous les paramètres cités au-dessus pour les plantes irriguées tous les 8 jours, traitement III).

Les conditions nutritives jouent un rôle important sur les valeurs absolues des ces paramètres sans toutefois modifier l'allure générale de leur comportement. Le stress hydrique, évalué par différents paramètres, s'accentue d'autant plus que les conditions de nutrition minérale sont favorables.

Il est évident que la carence hydrique abaisse la transpiration (KRAMER, 1969 ; JOHNSON, FREY et MOSS, 1974 ; TAN, CORNELISSE et BUTTERY, 1981). Ceci est démontré (par les résultats présents) à deux niveaux ; d'une part, avec un rythme d'irrigation donné, on note une diminution de la transpiration au cours du stress hydrique survenant entre deux irrigations successives ; d'autre part, avec les différents rythmes on constate que, plus la période entre deux irrigations augmente, plus la transpiration diminue.

Un apport nutritif important augmente la transpiration dans les traitements fréquemment irrigués (tous les 2 ou 4 jours) à cause d'un appareil aérien très développé. Un faible apport nutritif fourni au départ, augmente également la transpiration à cause, sans doute, d'un appareil souterrain particulièrement développé, représentant ainsi une surface d'absorption racinaire importante (voir planches 10, 11 et 12).

De nombreux auteurs ont montré que le stress hydrique augmentait le déficit de saturation hydrique : FRANK, POWER et WILLIS, 1973 ; SEMAAN, 1979 ; ATAYI, 1980, etc... Parmi eux, TOMAR et GHILDYAL (1973) font état, dans une étude sur le riz, d'une variation relativement importante du déficit hydrique au cours d'une même journée. Les résultats trouvés sur *Sinapis alba* montrent que les rythmes d'irrigation

de 2 ou 4 jours ont presque une influence d'égale amplitude dans toutes les conditions nutritives. Par contre, au delà de 4 jours, la différence de déficit hydrique s'accentue.

Un apport nutritif accentue l'effet de la carence hydrique qui se manifeste entre deux irrigations successives. Plus la période entre deux irrigations augmente, moins la différence entre les trois conditions de nutrition minérale est grande, mais elle reste cependant significative.

On peut pratiquement tirer les mêmes conclusions sur le potentiel hydrique que sur le déficit de saturation hydrique. Cependant, au début de la croissance, notamment chez les plantes fréquemment irriguées (tous les 2 ou 4 jours), on constate que le potentiel hydrique est presque stable, alors que la transpiration augmente. Ceci rejoint les résultats de MACKLON et WEATHERLEY (1965) sur *Ricinus communis* et de STOKER et WEATHERLEY (1971) sur *Gossypium hirsutum* et sur *Helianthus annuus* , qui ont remarqué en étudiant une plante entière que le gradient du potentiel hydrique était à peu près constant dans une gamme relativement large des taux transpiratoires.

En ce qui concerne la relation $\Psi = f$ (D.H.), elle montre lors d'un stress hydrique modéré, une évolution tout à fait comparable à celle, trouvée par DA, HUBAC et VARTANIAN (1977) sur le *Carex setifolia*. En effet, lorsque cette plante est privée d'eau, son déficit hydrique augmente rapidement, alors que son potentiel hydrique diminue relativement moins vite.

Pour un même potentiel hydrique, les plantes recevant un apport nutritif montrent un déficit hydrique plus faible que celui des plantes n'en recevant aucun. Cependant, elles meurent toutes quasiment en même temps, lorsqu'elles sont soumises à un stress hydrique sévère (traitements IV et V).

Ainsi et d'une manière générale, on ne peut pratiquement pas conclure que la durée de survie de la plante au cours d'une période de sécheresse soit déterminée d'après la relation $\Psi = f$ (D.H.)

Mais, par contre, on pourrait mettre en evidence qu'un apport nutritif tend à procurer une meilleure résistance physiologique à la sécheresse et une plus grande capacité d'adaptation aux

contraintes hydriques et ceci afin que, dans les mêmes conditions hydriques, les plantes aient un meilleur développement et une meilleure croissance comparativement aux plantes ne recevant aucun apport nutritif.

La résistance à la sécheresse est un phénomène beaucoup trop complexe pour qu'on puisse l'interpréter à travers la relation $\Psi = f$ (D.H.). En effet, OSMOND, BJOERKMAN et ANDERSON (1980) considèrent que limiter l'interprétation de la résistance à la sécheresse à la relation $\Psi = f$ (D.H.) c'est ignorer qu'il existe, d'une part à une petite échelle des interactions complexes entre les constituantes de l'état hydrique cellulaires et que, d'autre part sur une grande échelle la résistance à la sécheresse implique des différences entre "life form pattern"(le mode de vie diffère d'une plante herbacée à un arbre) et "rooting pattern" (le mode d'enracinement diffère également d'une espèce à l'autre).

En résumé, la relation $\Psi = f$ (D.H.) n'est pas un indice tout à fait fiable de la résistance à la sécheresse si l'on ne tient pas compte des éléments précédemment énumérés.

STODDARD avait déjà noté en 1935 que le potentiel osmotique des plantes est le reflet de leur environnement. De nombreuses publications soulignent que la réponse des plantes à un développement du stress hydrique se manifeste par une diminution de leur potentiel osmotique au vu de l'augmentation de leur concentration en solutés (HSIAO et al., 1976 ; WILSON et al., 1980). BROWN, JORDAN et THOMAS (1976) considèrent de leur côté que le potentiel osmotique est fonction de l'histoire hydrique des plantes.
Les études présentes sur l'évolution du potentiel osmotique des organes aériens et souterrains corroborent les résultats de ces auteurs.

Un apport nutritif, faible ou important, joue un rôle déterminant sur le potentiel osmotique. En effet, les éléments minéraux fournis aux plantes augmentent leur concentration en solutés, diminuant ainsi leur potentiel osmotique.

Tableau IX : RECAPITULATION DE RESULTATS

Traitement / Milieu / Paramètre	I			II			III			IV			V	
	SN	SN/H_2O	H_2O	SN	SN/H_2O	H_2O	SN	SN/H_2O	H_2O	SN	SN/H_2O	H_2O	SN et SN/H_2O	H_2O
MORPHOLOGIE ET CROISSANCE														
HAUTEUR DE LA PLANTE	23,9 cm 100	188	138	72	108	106	54	50	40	35	33	23	23	18
NOMBRE DE FEUILLES	11,0 100	109	83	95	100	79	90	80	65	61	62	51	46	39
SURFACE FOLIAIRE	218,3 cm^2 100	26	14	72	26	13	39	21	11	18	14	8	6	4
LONGUEUR DU PIVOT	26,6 cm 100	73	99	100	83	106	102	84	100	113	83	101	92	110
DIAMETRE DU PIVOT	38,5 mic.m 100	74	69	79	63	58	73	52	45	57	37	38	30	28
NOMBRE DE RAC.LATERALES	10,7 100	79	74	83	75	65	64	54	50	37	33	37	25	22
NOMBRE DE RAC.COURTES	2,2 100	127	186	255	414	636	632	1018	1627	714	1346	2559	2873	4859
POIDS FRAIS - TIGE	3,21 g 100	75	42	54	40	29	25	12	8	12	10	5	2	1
POIDS FRAIS - FEUILLES	4,61 g 100	28	18	81	26	19	38	19	14	15	11	11	4	4
POIDS FRAIS - ORG.AERIENS	7,82 g 100	47	28	70	32	23	33	16	12	14	10	8	3	3
POIDS SEC - TIGE	0,72 g 100	82	36	49	38	22	24	13	7	11	7	3	3	1
POIDS SEC - FEUILLES	1,05 g 100	29	20	70	30	19	42	24	15	21	17	12	8	6
POIDS SEC - ORG.AERIENS	1,77 g 100	50	27	61	33	20	35	19	12	17	13	9	6	4
POIDS SEC - ORG.SOUTERRAINS	0,58 g 100	148	50	83	122	53	55	86	48	50	76	38	48	28
BIOMASSE TOTALE	2,35 g 100	75	32	66	55	29	40	36	21	25	29	16	16	10

ANALYSE DE CROISSANCE

LWR	*0,45* 100	42	64		100	56	69		102	67	71		84	58	78		47	62
SLA ($dm^2\ g^{-1}$)	*2,39* 100	80	67		100	85	66		89	83	68		78	79	62		71	57
LAR ($dm^2\ g^{-1}$)	*1,06* 100	41	46		100	50	46		92	54	48		68	44	45		35	37
RGR ($g\ g^{-1}\ j^{-1}$)	*0,018* 100	83	67		106	61	67		83	44	28		44	56	44		--	--
NAR ($g\ dm^{-2}\ j^{-1}$)	*0,017* 100	206	135		106	153	165		94	94	53		41	112	129		--	--

TRANSPIRATION ET EFFICIENCE TRANSPIRATOIRE

* $\frac{g\ eau\ transpirée}{g\ matière\ sèche\ produite}$

TRANSPIRATION *g/jour*	*18,9 g* 100	94	57		61	62	48		33	36	31		16	23	18		10	9
EFFICIENCE TRANSP. PAR RAPPORT A *	*359,5* 100	191	197		105	192	216		107	195	251		113	174	221		197	238
EFFICIENCE TRANSP. PAR RAPPORT T *	*261,4* 100	130	163		97	114	157		96	104	151		78	78	122		71	109

RAPPORT A/S ET A EN % PAR RAPPORT A T

A / S	2,9	1,0	1,6		2,2	0,8	1,2		1,9	0,7	0,8		1,0	0,4	0,7		0,4	0,5
A % PAR RAPPORT T	73,0	49,5	60,0		67,2	43,2	52,0		64,2	38,7	42,8		50,6	33,0	40,8		26,7	33,5

BOUTONS FLORAUX ET FLORAISON

BOUTONS FLORAUX	22	27	37		22	30	38		23	40	45		26	44	--		--	--
——— *âge (jours)* FLORAISON	34	35	47		32	41	49		40	48	--		--	--	--		--	--

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

Parmi les facteurs décisifs dans l'intensification de l'agriculture, l'irrigation tient une place de choix, tout au moins dans un pays sur deux de notre globe. Néanmoins, la maîtrise de cette pratique agricole suppose résolu un certain nombre d'impératifs primordiaux, tels que l'utilisation rationnelle des ressources hydriques, la conservation de la fertilité du sol, la suppression des effets secondaires néfastes et l'efficacité technique et économique de l'irrigation.

La mise au point d'une politique d'irrigation judicieuse s'appuie sur un vaste ensemble de connaissances comme les contraintes climatiques, les conditions pédologiques et les besoins hydriques des cultures (en fonction de chaque espèce). Quant aux besoins hydriques de chaque espèce, ils exigent encore un approfondissement des recherches aussi bien dans des conditions contrôlées que dans des conditions naturelles. En effet, lorsque les plantes sont soumises à l'irrigation tout au long de leur vie, elles fournissent alors une réponse dont les informations sont précieuses quant à la planification d'une irrigation adéquate.

Les enceintes climatisées, en permettant de contrôler les conditions expérimentales, présentent le grand avantage de simplifier le milieu naturel. Ceci permet d'étudier le comportement des plantes sous l'effet d'un nombre réduit de facteurs essentiels que l'on fait varier suivant les exigences des plantes, de miniaturiser l'influence de l'ensemble des facteurs jouant sur l'expérimentation et d'éviter les interactions incontrôlables qui se produisent dans les conditions naturelles.

La synthèse des différents résultats et le tableau récapitulatif (n° IX) nous permettent de tirer un certain nombre de conclusions. Auparavant, il faut préciser que ce tableau renferme les valeurs moyennes des prélèvements en prenant comme indice de base la valeur du traitement I du milieu riche (100 %).

■ Si l'on pouvait s'attendre à trouver que les plantes irriguées tous les 2 jours avec la solution nutritive soient les plus favorisées et que celles du milieu pauvre en conditions de sécheresse prolongée soient les moins favorisées, les résultats présentés par les plantes irriguées tous les 8 jours avec la solution nutritive n'étaient pas évidents à priori. Celles-ci sont, en effet, sensiblement plus favorisées dans la plupart des paramètres (morphologie, croissance et développement, comportement transpiratoire et son efficience, apparition des boutons floraux et floraison, voire même les paramètres concernant l'analyse de croissance) que les plantes irriguées tous les 2 jours dans le milieu pauvre.
Cependant, toutes les mesures de la carence hydrique indiquent indiscutablement que les plantes irriguées avec la solution nutritive subissent plus sévèrement le stress hydrique survenant entre deux irrigations que celles du milieu pauvre.

Cette supériorité des plantes du milieu riche pourrait résulter :

. du role direct des éléments minéraux comme facteur nutritif pour les plantes.

. de leur rôle indirect qui joue sur le comportement osmotique des plantes pour le déclenchement d'un mécanisme d' "osmorégulation" par lequel les plantes peuvent, d'une part, réduire au minimum les dommages du stress hydrique et, d'autre part, assimiler plus efficacement les métabolites que les plantes du milieu pauvre en conditions hydriques beaucoup plus favorisées. Donc, il serait souhaitable de mesurer l'activité photosynthétique des plantes des différents traitements afin de les comparer avec précision.

L'ajustement osmotique est confirmé par les valeurs du potentiel osmotique, observées dans les différentes conditions hydriques et nutritives. Ces valeurs ont baissé, soit à cause de la déshydra-

tation des plantes qui entraîne une concentration des solutés dans les tissus, soit à cause de l'augmentation de teneur en soluté par l'absorption des ions (rôle des éléments minéraux) ou par l'accumulation des solutés organiques.

■ Toutes les plantes quelles que soient leurs conditions nutritives, montrent une certaine adaptation aux rythmes d'irrigation qui leur permet de faire face aux contraintes hydriques répétitives entre les irrigations. Cette rythmicité est démontrée par le comportement des plantes à travers les paramètres étudiés, notamment les paramètres hydriques qui manifestent un rythme précis et régulier en réponse aux rythmes d'irrigation imposés.

Au terme d'une telle étude, il semblerait donc préférable d'irriguer les plantes selon des rythmes déterminés avec précision en fonction du comportement de l'espèce cultivée et adaptés à chaque culture selon ses besoins. Les conséquences pratiques de ces résultats sont importants, surtout pour les pays situés dans les zones arides et semi-arides qui pratiquent des cultures dans des serres réfrigérées et des ombrières.

■ En ce qui concerne l'équilibre des organes aériens et souterrains, on peut conclure que les deux organes ne nécessitent pas les mêmes niveaux d'alimentation minérale pour optimiser leur croissance puisque la meilleure croissance aérienne se réalise avec un apport nutritif important. La meilleure croissance souterraine, par contre, est obtenue avec un apport nutritif faible fourni au départ.

Ceci pourrait avoir des répercussions pratiques car on peut d'ores et déjà dire qu'avant de déterminer la quantité d'éléments minéraux nécessaires sans que le rendement en souffre, il faut prendre en considération l'organe de la plante que l'on souhaite récolter.

■ Un apport nutritif, important ou faible, constitue un facteur particulièrement positif pour l'efficience transpiratoire, même dans des conditions sévères de sécheresse : Les plantes irriguées tous les 16 jours dans le milieu pauvre, transpirent 60 % de plus que celles des milieux riche et intermédiaire pour produire 1 g de matière sèche.

Si les conditions hydriques sont favorables, on note que les plantes irriguées tous les 2 jours en milieu intermédiaire transpirent 30 % de plus et celles du milieu pauvre, 65 % de plus que les plantes du milieu riche pour produire 1 g de matière sèche.

■ L'apport nutritif est aussi un facteur qui joue un rôle déterminant sur le développement des plantes, tel que l'apparition et la précocité des boutons floraux et de la floraison, même chez celles qui sont peu irriguées (tous les 8 ou 16 jours). Ceci montre, une fois de plus, l'utilité de la fertilisation en cas de sécheresse (zones arides et semi-arides).

■ L'influence d'un apport nutritif sur les plantes soumises à une sécheresse sévère (traitements IV et V) est positive sur la plupart des paramètres étudiés, surtout au début de la croissance. Mais à partir d'un certain âge (30 à 38 jours), cette influence diminue et parfois disparaît lorsque la sécheresse s'accentue. On constate cependant d'après le bilan global que la supériorité est évidente en faveur des plantes ayant reçu un faible apport nutritif comparativement à des plantes du milieu pauvre.

■ Tout comme l'apport nutritif améliore la croissance, le développement et l'efficience transpiratoire, il compense l'insuffisance hydrique. Cependant, il n'a aucune incidence sur la prolongation de la durée de vie des plantes au cours de la sécheresse puisque celles ayant reçu un faible apport nutritif, meurent pratiquement en même temps que celles du milieu pauvre. On peut néanmoins considérer l'apport nutritif comme un facteur permettant d'augmenter la capacité d'adaptation à la sécheresse (voir paragraphe III.5 concernant la relation entre le potentiel hydrique et le déficit de saturation hydrique). Ainsi, les plantes ayant reçu un apport nutritif montrent une meilleure croissance.

Bien que le progrès agrotechnique soit en mesure de résoudre des problèmes agricoles variés, il n'a, toutefois, jusqu'ici, pas été possible de réduire les 400 à 500 litres d'eau nécessaires à la production d'un kilogramme de matière sèche. Ceci

est dû à une utilisation hydrique actuellement médiocre ou moyenne dans le meilleur des cas mais qui pourrait être considérablement redressée. Une bonne gestion hydrique supposerait une réduction substantielle de la perte d'eau car il n'est pas rare aujourd'hui d'enregistrer des pertes de l'ordre de 50 %. Le gaspillage de l'eau dû à une surirrigation devrait être éliminé par une amélioration de l'efficience de l'eau utilisée.

Un de nos principaux objectifs serait de réaliser ultérieurement des recherches comparatives dans des conditions naturelles où les variations climatiques pourraient moduler ces interactions et de pouvoir confronter ainsi les résultats susceptibles d'avoir des conséquences pratiques dans le domaine de l'application.

ANNEXE I

PROGRAMMES STATISTIQUES MIS SUR L'ORDINATEUR (HEWLETT-PACKARD 9830 A)

ET LEURS ORGANIGRAMMES

a) Le programme "PRSAAD" a pour but de traiter et d'analyser statistiquement les données qui sont soit stockées dans les fichiers "ECSAAD", soit entrées directement dans l'ordinateur.

Dans un premier temps, le traitement des résultats sortis sur l'imprimante donne

- . Ecart-type
- . Variance
- . Intervalle de confiance
- . Test de Fisher (F)

Dans un deuxième temps si, pour plusieurs traitements, le test de Fisher ne permet pas de déterminer entre quels traitements se trouve la différence significative, on peut demander au programme d'effectuer l'analyse LSD ("least significant difference").

Enfin, le programme est conçu de telle façon qu'on puisse y ajouter d'autres 'sous-programmes' (A) permettant d'obtenir d'autres calculs ou d'autres fonctions.

b) Le programme "ECSAAD" a pour but d'entrer les données une par une. Ces données étant nombreuses, on les sauvegarde dans des fichiers du disque. Chaque fichier correspond à une prélèvement. "ECSSAD" stocke uniquement pour chaque traitement le nombre et la somme d'éléments ainsi que la somme des carrés des éléments.

c) Le programme "LISAAD" concerne l'affichage du contenu des fichiers "ECSAAD", c'est-à-dire la lecture des données introduites dans le disque.

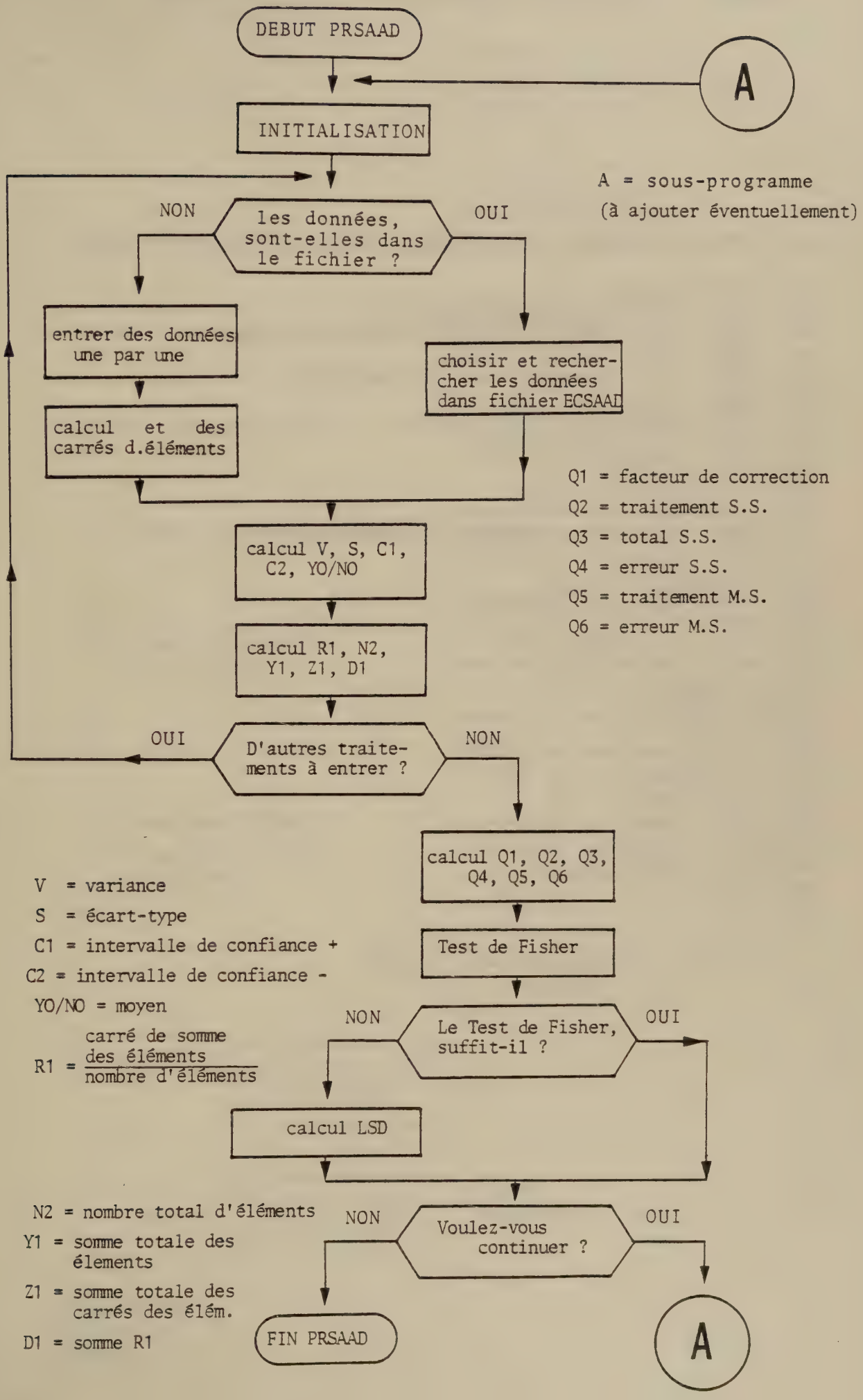
Les organigrammes généraux détaillés ci-après, sont des représentation simplifiées des programmes pour faciliter la compréhension et pour montrer comment s'enchaînent les différentes fonctions du programme.

```
10 REM PROGRAM STATISTIQUE  *PRSAAD*

20  DIM A[3,20],AS[1]
30  FILES PR1,PR2,PR3,PR4,PR5,PR6
40  DISP "QUELLE IMPRIMENTE, 15 OU 3";
50  INPUT Y
60  IF Y=3 OR Y=15 THEN 90
70  PRINT "ERREUR"
80  GOTO 40
90  L1=1
100 DISP "LES DONNEES SONT DANS LE FICHIER ? 0 pour OUI";
110 INPUT AS
120 IF AS="0" THEN 140
130 L1=0
140 DISP "COMBIEN DES TRAITEMENTS";
150 INPUT N1
160 REM N1=NB. DE TRAITEMENTS
170 N2=Y1=Z1=D1=0
180 FOR I=1 TO N1
190 Y0=Z0=0
200 IF L1=1 THEN 310
210 DISP "COMBIEN D'ELEMENTS A INTRODUIRE";
220 INPUT N0
230 FOR J=1 TO N0
240 DISP "ENTREE DES DONNEES";
250 INPUT X1
260 PRINT X1
270 Y0=Y0+X1
280 Z0=Z0+X1^2
290 NEXT J
300 GOTO 660
310 DISP "CHOISISSEZ LE NO. DE PARAMETRE";
320 INPUT P1
330 DISP "CHOISISSEZ LE NO. DE TRAITEMENT";
340 INPUT T1
350 IF T1=1 OR T1=2 OR T1=3 OR T1=4 OR T1=5 THEN 420
360 IF T1=6 OR T1=7 OR T1=8 OR T1=9 OR T1=10 THEN 440
370 IF T1=11 OR T1=12 OR T1=13 OR T1=14 OR T1=15 THEN 460
380 IF T1=16 OR T1=17 OR T1=18 OR T1=19 OR T1=20 THEN 480
390 IF T1=21 OR T1=22 OR T1=23 OR T1=24 OR T1=25 THEN 500
400 IF T1=26 OR T1=27 OR T1=28 OR T1=29 OR T1=30 THEN 520
410 GOTO 90
420 E=1
430 GOTO 530
440 E=2
450 GOTO 530
460 E=3
470 GOTO 530
480 E=4
490 GOTO 530
500 E=5
510 GOTO 530
520 E=6
530 F1=T1-INT(T1/5)*5
540 IF F1≠0 THEN 560
550 F1=5
560 MAT READ # E,F1;A
570 REM N0=LE NB. DES ELEM.
580 REM Y0=LE SUM DES ELEM. D'UN SEUL TRAIT.
590 REM Z0=LE SUM DE CAR. DES ELEM. D'UN SEUL TRAIT.
600 N0=A[1,P1]
610 IF N0≠0 THEN 640
620 PRINT "ERREUR"
```

```
630 GOTO 90
640 YO=A[2,P1]
650 ZO=A[3,P1]
660 V=(ZO-(YO^2)/NO)/(NO-1)
670 S=SQR(V)
680 DISP "INTRODUIRE T";
690 INPUT T
700 C=T*SQR(V/NO)
710 C1=(YO/NO)+C
720 C2=(YO/NO)-C
730 WRITE (Y,*) "VARIANCE          =";V
740 WRITE (Y,*) "ECARTTYPE (ST.DE)=";S
750 WRITE (Y,*) "INTERVAL DE CO.+ =";C1
760 WRITE (Y,*) "MOYEN             =";YO/NO
770 WRITE (Y,*) "INTERVAL DE CO.- =";C2
780 WRITE (Y,*)
790 WRITE (Y,*)
800 REM R1=CARRE DE SUM DES ELEM. DIVISEES PAR LE NB. DES ELEM.
810 REM N2=LE NB. TOTAL DES ELEM.
820 REM Y1=LE SUM TOTAL DES ELEM.
830 REM Z1=LE SUM TOTAL DES CARRES DES ELEM.
840 REM D1=LE SUM DE R1
850 R1=(YO^2)/NO
860 N2=N2+NO
870 Y1=Y1+YO
880 Z1=Z1+ZO
890 DI=D1+R1
900 NEXT I
910 Q1=(Y1^2)/N2
920 WRITE (Y,*) "CORRECTION FACT.=";Q1
930 Q2=D1-Q1
940 WRITE (Y,*) "TRAITEMENT S.S. =";Q2
950 Q3=Z1-Q1
960 WRITE (Y,*) "TOTAL S.S.      =";Q3
970 Q4=Q3-Q2
980 WRITE (Y,*) "ERROR S.S.      =";Q4
990 N3=N1-1
1000 Q5=Q2/N3
1010 WRITE (Y,*) "TRAITEMENT M.S.=";Q5
1020 N4=N2-N1
1030 Q6=Q4/N4
1040 WRITE (Y,*) "ERROR M.S.     =";Q6
1050 F=Q5/Q6
1060 WRITE (Y,*) "TEST DE FISHER =";F
1070 WRITE (Y,*) "N1-1           =";N3
1080 WRITE (Y,*) "N2-N1          =";N4
1090 IF NO=5 THEN 1140
1100 IF NO≠4 THEN 1200
1110 DISP "CALCULEZ-VOUS L.S.D.";
1120 INPUT AS
1130 IF AS≠"O" THEN 1200
1140 DISP "INTRODUIRE T";
1150 INPUT T
1160 L=T*SQR(2*Q6)/5)
1170 WRITE (Y,*)"L.S.D.          =";L
1180 WRITE (Y,*)
1190 WRITE (Y,*)
1200 DISP "CALCULEZ-VOUS 'COEFFICIENCE DE CORRELATION'? O POUR OUI";
1210 INPUT AS
1220 IF AS="O" THEN 1260
1230 DISP "CONTINUEZ-VOUS ? O POUR OUI";
1240 INPUT AS
1250 IF AS="O" THEN 90
1260 END
```

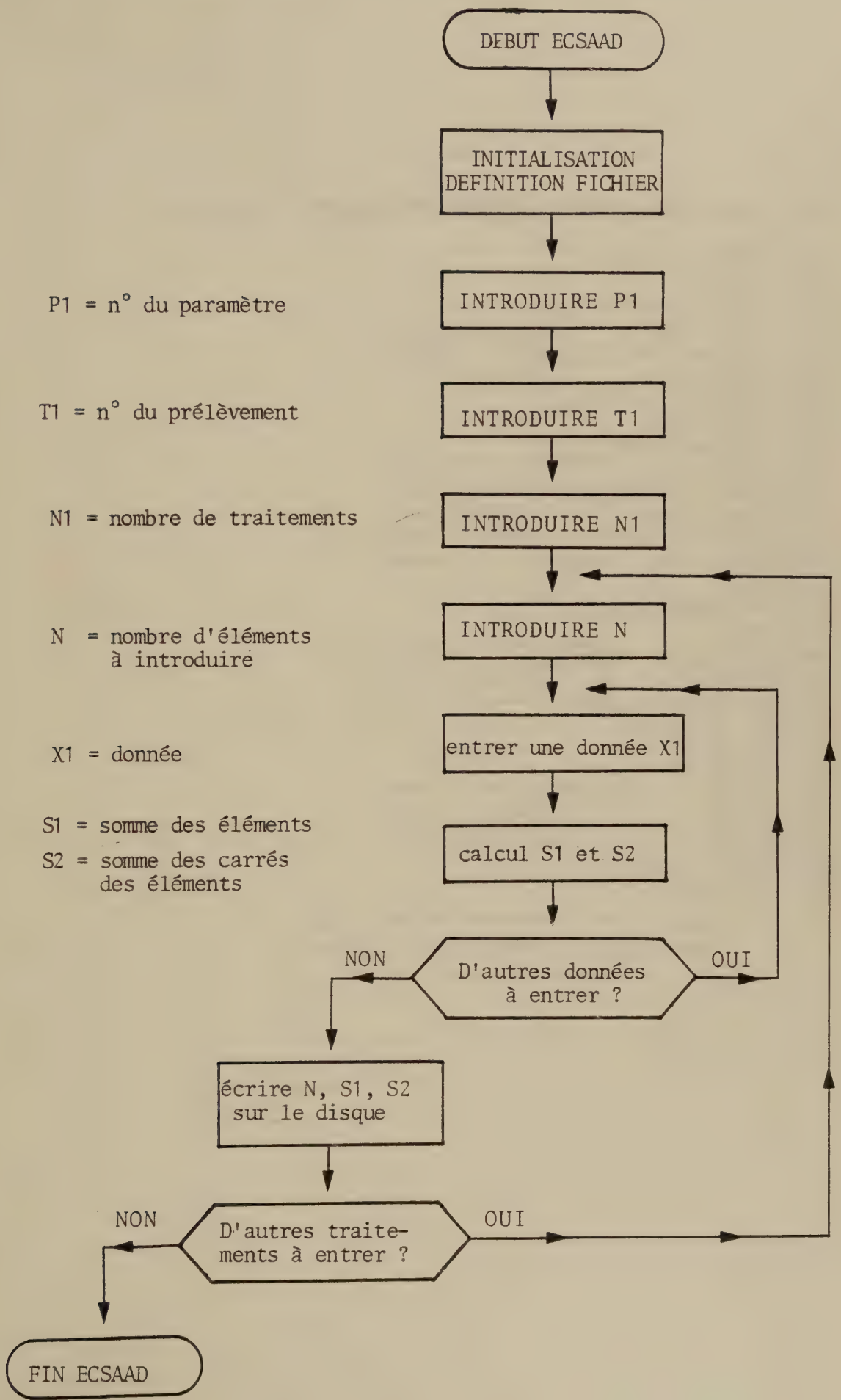
a) " P R S A A D " (PROGRAMME STATISTIQUE)



```
10  REM SAUVEGARDER DES DONNEES DANS UN FICHIER *ECSAAD*

20  DIM A[3,20]
30  FILES PR1,PR2,PR3,PR4,PR5,PR6
40  DISP "CHOISISSEZ LE NO. DU PARAMETRE";
50  INPUT P1
60  DISP "CHOISISSEZ LE NO. DU PARAMETRE";
70  INOUT T1
80  DISP "COMBIEN DE TRAITEMENTS ?";
90  INPUT N1
100 FOR I=1 TO N1
110 MAT READ # T1,1;A
120 S1=S2=0
130 DISP "COMBIEN D'ELEMENTS A INTRODUIRE";
140 INPUT N
150 FOR J=1 TO N
160 DISP "ENTREE DE DONNEE";
170 INPUT X1
180 WRITE (15,*)X1
190 WRITE (15,*)
200 S1=S1+X1
210 S2=S2+X1^2
220 NEXT J
230 A[1,P1]=N
240 A[2,P1]=S1
250 A[3,P1]=S2
260 WRITE (15,*)
270 WRITE (15,*)
280 MAT PRINT # T1,I;A
290 NEXT I
300 END
```

b) " E C S A A D " (sauvegarde des données dans un fichier)

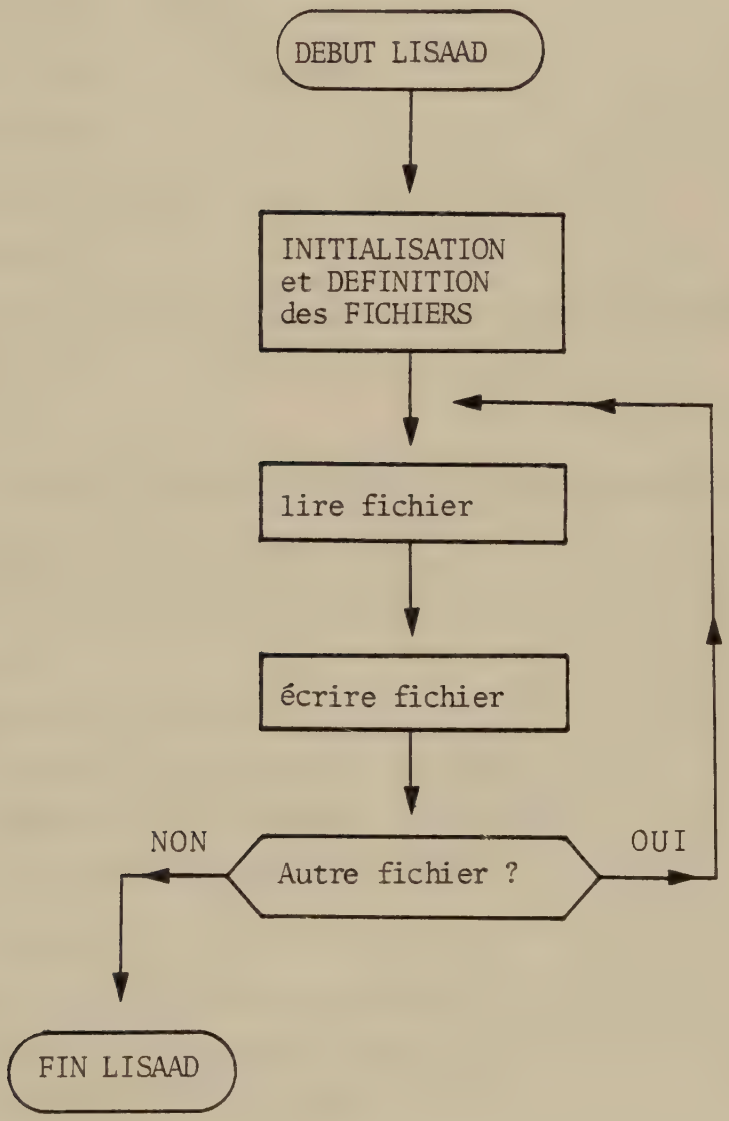


```
10  REM LECTURE DE FICHIER DE DONNEES *LISAAD*

20  DIM A[3,20]
30  FILES*
40  ASSIGN "PR1",1,C1
50  GOSUB 170
60  ASSIGN "PR2",1,C1
70  GOSUB 170
80  ASSIGN "PR3",1,C1
90  GOSUB 170
100 ASSIGN "PR4",1,C1
110 GOSUB 170
120 ASSIGN "PR5",1,C1
130 GOSUB 170
140 ASSIGN "PR6",1,C1
150 GOSUB 170
160 END
170 IF C1#0 THEN 280
180 A0=1
190 IF END #1 THEN 250
200 READ #1,A0
210 MAT READ # 1;A
220 MAT PRINT A
230 A0=A0+1
240 GOTO 200
250 PRINT
260 PRINT
270 RETURN
280 PRINT "ERREUR"
290 GOTO 160
```

c) " L I S A A D "

(lecture de fichiers donnés)



ANNEXE II

RECAPITULATION DES COURBES :

Fig. 1. Hauteur de la plante.

2. Nombre de feuilles.

3. Surface foliaire.

4. Diamètre du pivot.

5. Nombre de racines courtes.

6. Poids frais - parties aériennes.

7. Biomasse aérienne.

8. Biomasse souterraine.

9. Biomasse totale.

10. Distribution de matière sèche entre organes aériennes et souterraines.

11. Rapport A/S.

12. "Leaf area ratio" (LAR) et surface foliaire spécifique (SLA).

13. Taux de croissance relative (RGR) et taux d'assimilation nette (NAR).

14. Transpiration.

15. Efficience transpiratoire :
    15.1. par rapport à la biomasse aérienne.
    15.2. par rapport à la biomasse souterraine.

16. Déficit de saturation hydrique (D.H.).

17. Potentiel hydrique (Ψ).

18. Relation entre le potentiel hydrique et le déficit hydrique.
    18.1. Traitement IV (irrigué tous les 16 jours)
    18.2. Traitement V (= traitement sec).

19. Potentiel osmotique (Ψ_s).
    19.1. Organes aériens.
    19.2. Organes souterrains.

20. Paramètres hydrique du traitement III (irrigué tous les 8 jours).

-,-,-,-,-,-

ANNEXE III

TABLEAUX RECAPITULATIFS :

I - a) Valeurs moyennes des tous les prélèvements des paramètres concernant la morphologie des plantes.

b) Comparaison entre les différents paramètres concernant la morphologie des plantes.

II - Poids frais-tige et poids frais-feuilles en pourcentage du poids frais-total.

III - Poids sec-tige et poids sec-feuilles en pourcentage du poids sec-total.

IV - a) Valeurs moyennes des prélèvements concernant les paramètres du développement et de la croissance des plantes.

b) Evolution de la croissance en fonction des rythmes d'irrigation.

V - Valeurs moyennes des paramètres concernant l'analyse de croissance.

VI - Transpiration par unité de surface foliaire.

VII - Surface des tiges.

VIII - Efficience transpiratoire :

a) par rapport à la biomasse aérienne.

b) par rapport à la biomasse totale.

IX - Récapitulation de résultats.

-,-,-,-,-,-

BIBLIOGRAPHIE

ABOU-HAIDAR SS, FERERES E, HARRIS RW (1980) - Drought adaptation of two species of *Cotoneaster*. J.of Hortic.Sci., 55 (3) : 219-227.

ACEVEDO E, HSIAO TC, HENDERSON DW (1971) - Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. Pl.Physiol., 48 : 631-636.

ACKERSON RC, KRIEG DR, HARING CL, CHANG N (1977) - Effects of plant water status on stomatal activity, photosynthesis, and nitrate reductase activity of field grown cotton. Crop Sci., 17 : 81-84.

ADDICOTT FT (1969) - Ageing, senescence and abscission in plants, phytogerontology. Hort. Sci., 4 : 14-16.

AHO N (1976) - Contribution à l'étude expérimentale de l'évolution de la réserve facilement utilisable d'eau du sol en relation avec différents facteurs écologiques. Thèse Doct.3ème Cycle, Univ.Paris-Sud, Orsay.

AHO N, DAUDET FA, VARTANIAN N (1980) - Variations de la réserve facilement utilisable en eau du sol en relations avec différents facteurs écologiques. Ann.agron., 31 (2) : 109-124.

ALHAYANI S (1978) - Contribution à une étude des effets de la fréquence des irrigations sur la croissance et la morphologie d'une plante cultivée annuelle, le *Sinapis alba*. D.E.A., Univ.Paris-Sud, Orsay.

ANDREWS RE, NEWMAN EI (1968) - The influence of root pruning on the growth and transpiration of wheat under different soil moisture conditions. New Phytol., 67 : 617-630.

ATAYI SA (1980) - Etude de la reprise de croissance après sécheresse chez deux plantes mésophytes : moutarde et tournesol. Thèse Doct.3ème Cycle, Univ.Paris-Sud, Orsay.

BANNISTER P (1964) - Stomatal responses of heath plants to water deficits. J.Ecol., 52 : 151-158.

BARBER SA (1979) - Growth requirements for nutrients in relation to demand at the root surface. In : The soil-root interface (eds. HARLEY JL et RUSSELL RS), proceedings of intern. Symp. Oxford 1978, Acad.Press London, pp 5-20.

BARRS HD (1973) - Controlled environment studies of the effects of variable atmospheric water stress on photosynthesis, transpiration and water status of *Zea mays* L. and other species. In : Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes Coll.Uppsala 1970 (Ecologie et conservation 5). UNESCO, pp 249-258.

BAUMAN L (1955) - Determination of the right time for irrigation. Phases, Periods and Scales of Plant Hydrature (Authors mimeography).

BAZILEVICH NI, RODIN LE (1968) - Reserves of organic matter in underground sphere of terrestrial phytocenoses. In : Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organismes (eds. GHILAROV MS, KOVDA VA, NOVICHKOVA-IVANOVA LN, RODIN LE, STESHNIKOVA VM), "Nauka" 1968, Leningrad, pp 4-8.

BENNERT WH, MOONEY HA (1979) - The water relations of some desert plants in Death Valley, California. Flora, 168 : 405-427.

BENNET OL, DOSS BE (1960) - Effect of soil moisture level on root distribution of cool-season forage species. Agron.J., 52 : 204-207.

BERGER A (1973) - Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion dans les stomates indicateurs de l'état hydrique de la plante. In : Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes Coll. Uppsala 1970 (Ecologie et conservation, 5). UNESCO, pp 201-212.

BERINGER H, TROLLDENIER G (1979) - Influence de la nutrition potassique sur la réponse du végétal aux situations de "stress". Dossier K_2O n° 14 : 11-14.

BIELORAI H, HOPMANS PAM (1975) - Recovery of leaf water potential, transpiration and photosynthesis of cotton during irrigation cycles. Agron.J., 67 : 629-632.

BISWELL HH (1935) - Effects of environment upon the root habits of certain deciduous trees. Bot.Gaz., 96 : 676-707.

BLACK CA (1968) - Soil-Plant Relationships, 2ème ed., Wiley, N.Y.

BLANCHET R, BOSC M, MAERTENS C (1969) - Quelques interactions entre l'alimentation cationique et l'alimentation hydrique des plantes. Coll.Int.'Trans.Ext.Inter.Agri.', Tel-Aviv, 1969.

BLISS, LC, KRAMER PJ, WOLF FA (1937) - Drought resistance in tobacco. Tobacco, N.Y., 145 (8) : 20-23.

BLUM A, SULLIVAN CY (1972) - A laboratory method for monitoring net photosynthesis in leaf segments under controlled water stress ; experiments with *Sorghum*. Photosynthetica, 6 : 18-23.

BOUCHET RJ, de PARCEVAUX S, ARNOUX J (1963) - Amélioration du rendement des végétaux par l'abaissement de l'évapotranspiration potentielle. Ann.agron., 14 (5) : 825-833.

BOUYOUCOS GJ (1929) - A simple and rapid method for determining the moisture equivalent of soil. Soil Sci., 27 : 233-240.

BOYER JS (1968) - Relationships of water potential to growth of leaves. Pl.Physiol., 43 : 1056-1062.

BOYER JS (1970) - Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. Plant Physiol., 46 : 236-239.

BOYER JS (1971) - Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. Plant Physiol., 48 : 532-536.

BOYER JS (1971) - Resistance to water transport in soybean, bean and sunflower. Crop Sci., 11 : 403-407.

BOYER Y (1975) - Premières études sur les mécanismes de l'accélération de croissance, induite par une sécheresse temporaire. C.R.Acad.Sci., Paris, série D, 280 : 283-286.

BRAG H (1972) - The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum* Physiol.Pl., 26 (2) : 250-257.

BRIX H (1962) - The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. Physiol. Pl., 15 : 10-20.

BROWN KW, JORDAN WR, THOMAS JC (1976) - Water stress induced alterations of the stomatal response to decreases in leaf water potential. Physiol. Pl., 37 : 1-5.

BUNCE JA (1978) - Effects of water stress on leaf expansion, net photosynthesis, and vegetative growth of soybeans and cotton. Can.J.Bot., 56 : 1492-1498.

CALDWELL JS (1913) - The relation of environmental conditions to the phenomenon of permanent wilting in plants. Physiol.Res., 1 : 1-56.

CATSKY J (1963) - Water saturation deficit and its development in young and old leaves. In : The water relations of plants (eds. RUTTER AJ et WHITEHEAD FH). 3rd Symp. of the Brit.Ecol.Soc. 1961. Blackwell, London, pp 101-112.

CHARTIER P (1967) - Lumière, eau et production de matière sèche du couvert végétal. Ann.agron., 18 : 301-331.

CHARTIER P, HALLAIRE M (1969) - Photosynthèse de la feuille et du couvert végétal: Influence particulière de l'alimentation hydrique. Int.Soil Water Symp., Czeckhoslovak Nat.Commitee, pp 51-72.

CHRISTERSSON L (1976) - The effect of inorganic nutrients on water economy and hardiness of Conifers. II.The effect of varying potassium and calcium contents on water status and drought hardiness of pot-grown *Pinus silvestris* L. and *Picea abies* L. Karst. seedlings. Stud.forest suecica, Suède, 136 : 1-23.

CLARK JA, LEVITT J (1956) - The basis of drought resistance in the soybean plant. Physiol. Plant., 9 : 598-606.

CLEMENS J, JONES PG (1978) - Modification of drought resistance by water stress conditioning in Acacia and Eucalyptus. J.of Experim.Bot., 29 : 895-904.

CLOUGH BF, MILTHORPE FL (1975) - Effects of water deficit on leaf development in tobacco. Aust.J.Plant physiol., 2 : 291-300.

COLE PJ, ALSTON AM (1974) - Effect of transient dehydration on absorption of chloride by wheat roots. Plant Soil, 40 : 243-247.

COLLATZ GJ (1977) - Influence of certain environmental factors on photosynthesis and photorespiration in *Simmondsia chinensis*. Planta, 134:127-132.

COMBES R (1946) - La forme des végétaux et le milieu. Collection A. COLIN, n° 240, Paris, 222 p.

CONNOR DJ, TUNSTALL BR (1968) - Tissue water relations for brigalow and mulga. Aust.J.Bot., 16 : 487-490.

COOK MG (1973) - Effects of root temperature on nutrient uptake in *Atriplex spp.* BSc.Hons.Thesis, Univ.of New England, Armidale.

COUCHAT P, MOUTONNET P, HOUELLE M, PICARD D (1978) - The *in situ* study of corn seedling root and shoot growth by neutron radiography. Publ.Sce.Radioagronomie, CEN CADARACHE.

DA S, HUBAC C, VARTANIAN N (1977) - Influence de la sécheresse sur la morphologie du système racinaire du *Carex setifolia*. J.Can.Bot., n°9, 55 : 1236-1245.

DASBERG S, BRESLER E (1979) - L'irrigation. La Recherche n° 104 (10) : 968-975.

DICTIONARY OF GARDENING (1965) - The Royal Horticultural Society, Vol.III, Jeffersonia-Ptychorraphis, Oxford.

DIXON HH (1914) - Transpiration and the ascent of sap in plants. McMillan, London.

DREW MC (1978) - Root development and activities. In : Arid Land ecosystems (eds. PERRY RA et GOODALL DW), vol.1.

DREW MC (1979) - Properties of roots which influence rates of absorption. In : The soil-root interface (eds. HARLEY JL et RUSSELL RS), proceedings of intern. symp. London 1978. Acad.Press, London,pp 21-38.

DUBE PA (1972) - Studies of plant water relationships of different corn lines. Ph.D.Thesis, Univ.of Guelph., Ont.

DUNIWAY JM (1971) - Water relations of *Fusarium* wilt in tomato. Physiol.Plant.Pathol., 1 : 537-546.

FAO-UNESCO (1973) - Irrigation, drainage and salinity. An intern. source book. Hutchinson/FAO/UNESCO, London.

FISCHER RA, HSIAO CT, HAGAN RM (1970) - After-effect of water stress on stomatal opening potential. J.Exp.Bot., 21 : 371-385.

FOULDS W (1978) - Response to soil moisture supply in three leguminous species. II. Rate of N_2 (C_2 H_2)-Fixation. New Phytol., 80 : 547-555.

FRANK AB, POWER JP, WILLIS WO (1973) - Effect of temperature and plant water stress on photosynthesis, diffusion resistance and leaf water potential in spring wheat. Agr.J., 65 : 777-780.

GAFF DF, CHURCHILL DM (1976) - *Borya nitida* Labill, an Australian species in the Liliaceae with desiccation tolerant leaves. Austr.J.Bot., 24 : 209-224.

GAFF DF (1977) - Desiccation tolerant plants of Southern Africa. Oecologia, 31 : 95-109.

GARDNER WR, NIEMAN RH (1964) - Lower limit of water availability to plants. Science, 143 : 1460-1462.

GATES CT (1955) - The response of the young tomato plant to a brief period of water shortage.
I. The whole plant and its principal parts.Aust.J.biol.Sci.,8:196-214.
II. The individual leaves. Austr.J.biol.Sci., 8 : 215-230.

GATES CT (1957) - The response of the young tomato plant to a brief period of water shortage.
III. Drifts in nitrogen and phosphorus. Aust.J.biol.Sci., 10 : 125-146.

GATES CT (1964) - The effect of water stress on plant growth. J.Aust.Ind.agric.Sci., 30 : 3-22.

GATES CT (1968) - Water deficits and growth of herbaceous plants. In : Water deficits and plant growth (ed. KOLOWSKI TT); Academic Press, N.Y., 2 : 135-190.

GAVANDE SA, TAYLOR SA (1967) - Influence of soil water potential and atmospheric evaporative demande on transpiration and the energy status of water in plants. Agr.J., 59 : 4-7.

GERAKIS PA, GUERRERO FP, WILLIAMS WA (1975) - Growth water relations and nutrition of three grassland annuals as affected by drought. J.AppL.Ecol., 12 : 125-135.

GREACEN EL, OH JS (1972) - Physics of root growth. Nat.New Biol., 235 : 24-25.

HAGAN RM, VAADIA Y (1961) - Principes de culture irriguée. In : Recherches sur la zone aride. XV.Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semi-aride. UNESCO, pp 239-250.

HALL AE, SCHULZE ED (1980) - Drought effects on transpiration and leaf water status of cow-pea in controlled environments. Aust.J.Plant Physiol., 7 : 141-147.

HARRIS FS (1914) - Effects of soil moisture plant, food and age on the ratio of tops to roots in plants. J.Amer.Soc.Agron., 6 : 65-75.

HALLAIRE M (1960) - L'eau et le sol. I.Etat de l'eau dans le sol. Techn.Agr., 1160 : 3-20.

HEICHEL GH, MUSGRAVE RB (1970) - Photosynthetic response to drought in maize. Philipp.Agric., 54 : 102-114.

HEINRICHS DH (1954) - Developing creeping-rooted alfalfa for pasture. Can.J.Agric.Sci., 34 : 269-280.

HELLER R (1969) - Biologie végétale. II.Nutrition et metabolisme. Masson et Cie., Paris.

HELLER R (1977) - Physiologie végétale, Tome 1, nutrition. Masson et Cie., Paris.

HELLKVIST J, RICHARDS GP, JARVIS PG (1974) - Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with a pressure chamber. J.applEcol., 11 : 637-667.

HINCKLEY TM, AUBUCHON RR, ASLIN RA, METCALF CL, ROBERTS JR (1978) - Leaf conductance and photosynthesis in four species of the oak-hickory forest type. Forest Sci., 24 : 73-84.

HINCKLEY TM, DUHME F, HINCKLEY AR, RICHTER H (1980) - Water relations of drought hardy shrubs : osmotic potential and stomatal reactivity. Plant, cell and environment, 3 : 131-140.

HOFFMANN GJ, RAWLINS SL, GARBER MJ, CULLEN EM (1971) - Water relations and growth of cotton as influenced by salinity and relative humidity. Agro.J., 63 : 822-826.

HSIAO TC, ACEVEDO E, HENDERSON DW (1970) - Maize leaf elongation : Continuous measurements and close dependence on plant water status. Science, 168 : 590-591.

HSIAO TC (1973) - Plant responses to water stress. Ann.Rev.Plant Physiol., 24 : 519-570.

HSIAO TC, ACEVEDO E (1974) - Plant responses to water deficit, water-use efficiency, and drought resistance. Agric.Meteorol., 14 : 59-84.

HSIAO TC, ACEVEDO E, FERERES E, HENDERSON DW (1976) - Stress metabolism : Water stress, growth and osmotic adjustment. Philos.Trans.R.Soc. London Ser., B 273 : 479-500.

HUBAC C, FERRAN J, GUERRIER D (1972) - The increase of drought resistance of plants by exogenous application of proline, consequences on nitrogen and glucid metabolism. Congrès des zones arides, Leningrad, Publishing House, "Nauka", Moscou.

HUBAC C, GUERRIER D, FERRAN J (1977) - Résultats préliminaires sur le metabolisme de la proline en relation avec la résistance à la sécheresse. C.R.Acad.Sci., Paris, 284 : 1397-1400.

HUBAC C, GUERRIER D, VIEIRA DA SILVA J (1982) - Etude de la transpiration du Cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) en relation avec la photopériode. Acta Oec., Oecol.Plant., 3 (17) n° 3 : 279-289.

HURD EA (1974) - Phenotype and drought tolerance in wheat. Agric.Meteorol., 14 : 39-55.

IKE IF, THURTELL GW (1981) - Response of indoor grown cassava to water deficits and recovery of leaf water potential and stomatal activity after water stress. J.of Experim.Bot., 32 (130) : 1029-1034.

IKE IF, THURTELL GW (1981) - Osmotic adjustment in indoor grown cassava in response to water stress. Physiol.Plant., 52 : 257-262.

ILJIN WS (1923) - Der Einfluss des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. Flora N.F., 116 : 360-378.

ILJIN WS (1957) - Drought resistance in plants and physiological processes. A.Rev.Pl.Physiol., 9 : 257-274.

ISHITOYA K, NISHIMURA K (1955) - Studies on physical properties of soils having an effect on tobacco growth. III.Effects of different soil moisture at four stages of tobacco growth. Bull.Okayama, Tob.Exp.Sta., 9 : 11-20.

JARVIS MS (1963) - A comparison between the water relations of species with contrasting types of geographical distribution in the British Isles. In : The water relations of plants (eds. RUTTER AJ et WHITEHEAD FH); 3rd Symp.of the Brit.Ecol.Soc.1961. Blackwell London, pp 289-312.

JARVIS PG, JARVIS MS (1963) - The water relations of tree seedlings.
I. Growth and water use in relation to soil water potential. Physiol.Plant., 16 : 215-235.
III. Effects of several osmotic substrates on the growth of *Lupinus albus* seedlings. Physiol.Plant., 16 : 485-500.
IV. Some aspects of the tissue water relations and drought resistance. Physiol.Plant., 16 : 501-516.

JENSEN RD, TAYLOR SA, WIEBE HH (1961) - Negative transport and resistance to water flow through plants. Plant Physiol., 36 : 633-638.

JOHL SS (1980) - Irrigation and agricultural development. (Based on an Int. Exp.Cons., Baghdad, 1979). Pergamon Press, Oxford.

JOHNSON RR, FREY NM, MOSS DN (1974) - Effects of water stress on photosynthesis and transpiration of flag leaves and spikes of barley and wheat. Crop Sci., 14 : 728-731.

JONES MM, TURNER NC (1978) - Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol., 61 : 122-126.

JONES MM, TURNER NC, OSMOND CB (1979) - Mechanisms of "drought resistance". In : The physiology and biochemistry of drought resistance (eds. PALEG LG, ASPINALL DA), Acad. Press, London.

JONES MM, OSMOND CB, TURNER NC (1980) - Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. Aust.J.Plant Physiol., 7 : 193-205.

JONES MM, TURNER NC (1980) - Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. Aust.J.Plant Physiol., 7 : 181-192.

KAPPEN L, LANGE OL, SCHULZE ED, EVENARI M, BUSCHBOM U (1972) - Extreme water stress and photosynthetic activity of the desert plant *Artemisia herba-alba* Asso. Oecologia, 10 : 177-182.

KAUFMANN M (1977) - Soil temperature and drought effects on growth of Monterey pine. For.Sci., 23 : 317-325.

KEYES MR, GRIER CC (1980) - Above and below ground net production in 40-years-old Douglas fir stands on high and low productivity. Sites Bull.Ecol.Soc.Am., pp 61-99.

KHUDAIRI AK, WAHAB ASA, THEWANI AJ (1962) - Plant response to different soil moisture levels. In : Arid zone research. XVI. Proc. of Madrid Symp. UNESCO, pp 265-269.

KILLIAN CH, LEMEE G (1956) - Les xérophytes, leur économie d'eau. In : Handbuch der Pflanzenphysiologie. Encycl.Plant Physiol., Band III:750-824.

KLEPPER B, TAYLOR HM (1979) - Limitations to current models describing water uptake by plant root systems.In : The soil-root interface (eds. HARLEY JL, RUSSELL RS). Proc.of Int.symp.Oxford 1978. Acad.Press, London, pp 51-65.

KOHL FG (1886) - Die Transpiration der Pflanzen und ihre Auswirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. H.Bruhn, Braunschweig.

KOVDA VA (1977) - Land use, soil and water : Arid land irrigation and soil fertility : problems of salinity, alkalinity, compaction. In : Arid land irrigation in developing countries : environmental problems and effects (ed. WORTHINGTON EB), Proc. of Int.symp. Alexandria 1976. Pergamon Press, pp 211-235.

KOVDA VA, ROZANOV BG, ONISHENKO SK (1977) - Land use, soil and water : On probability of droughts and secondary salinisation of world soils. In : Arid land irrigation in developing countries : environmental problems and effects (ed. WORTHINGTON EB), Proc.of Int.symp., Alexandria 1976; Pergamon Press, pp 237-238.

KRAMER PJ (1950) - Effects of wilting on the subsequent intake of water by plants. Am.J.Bot., 37 : 280-284.

KRAMER PJ, KOZLOWSKI TT (1960) - Physiology of trees. McGraw-Hill, N.Y.

KRAMER PJ (1969) - Plant and soil water relationships ; a modern synthesis. McGraw-Hill, N.Y.

KRAMER PJ (1974) - Fifty years of progress in water relations research. Plant Physiol., 54 : 463 - 471.

KREEB K (1957) - Hydratur und Ertrag. Ber.dtsch.bot.Ges., 70 : 121-136.

KREEB K (1961) - Die Bedeutung der Hydratur für die Kontrolle der Wasserversorgung bei Kulturpflanzen. Beitr.Biol.Pflanzen, 36 : 57-89.

KREEB K (1963) : Hydrature and plant production. In : The water relations of plants (eds. RUTTER AJ, WHITEHEAD FH), 3rd symp. of Brit.Ecol.Soc. 1961. Blackwell London, pp 272-288.

LARCHER W (1975) - Physiological Plant Ecology (trad. BIEDERMANN-THORSON MA), Springer Berlin.

LARSON MM, PALASHEV I (1973) - Effects of osmotic water stress and gibberellic acid on initial growth of oak seedlings. Canad. J.For.Res.,3(1):75-82.

LAOUAR S (1973) - Influence des conditions hydriques du milieu extérieur sur l'économie de l'eau sur les échanges gazeux du *Sinapis alba* L. Thèse 3ème cycle, Univ.Paris-Sud, Orsay.

LAUDE HM (1971) - Drought influence on physiological processes and subsequent growth. In : Drought injury and resistance in crops. Crop Sci.Soc.of Amer., Madison /Wisc. (ed. LARSON KL, EASTIN JD), Spec.Publ.n°2:45-56.

LAVAL-MARTIN D, MAZLIAK P (1979) - TP et TD de physiologie végétale. Collection méthodes, Hermann Paris, pp 289-291.

LAWLOR DW (1976) - Water stress induced changes in photosynthesis, photorespiration, respiration and CO_2 compensation concentration of wheat. Photosynthetica, 10 : 378-387.

LEBEDINCEV E (1927) - Physiologische und anatomische Besonderheiten der in trockener und feuchter Luft gezogenen Pflanzen. Ber.dtsch.bot.Ges., 45 : 83-96.

LE BON JARDINIER (1964) - Tome 2 : Encyclopédie horticole, 152e édition, La Maison Rustique, Paris.

LEDIG FT, PERRY TO (1965) - Physiological genetics of the shoot-root ratio. In : Proc. Soc.Amer.Foresters 1960, Detroit /Michigan, pp 39-43.

LEDIG FT, BORMANN FH, WENGER KF (1970) - The distribution of dry matter growth between shoot and roots in loblolly pine. Bot.Gaz. 131 (4) : 349-359.

LEMEE G (1953) - Influence de la culture en sol sec ou en voie d'assèchement sur la physiologie de l'eau du *Lepidium sativum*. C.R.Acad.Sci., Paris, 236 : 2260-2262.

LEVITT J (1972) Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, London.

LOBOV MF (1951) - Die Beziehungen zwischen dem Wachstum und der Zellsaftkonzentration der Pflanzen. Bot.Z.[en russe],36 : 21-28.

LONERAGAN JF, ASHER CJ (1967) - Response of plants to phosphate concentration in solution culture. II.Rate of phosphate absorption and its relation to growth. Soil Sci., 103 : 311.

LONERAGAN JF (1979) - The interface in relation to root function and growth. In : The soil-root interface (eds. HARLEY JL, RUSSELL RS), Proc. of int.symp. Oxford 1978; Academic Press, London, pp 351-367.

LOOMIS RS, WILLIAMS WA, HALL AD (1971) - Agricultural productivity. Ann.Rev.Plant.Physiol., 22 : 431-468.

LOUSTALOT AJ (1945) - Influence of soil-moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. J.Agric.Res.,7(12):519-532

LUDLOW MM, NG TT (1976) - Effect of water deficit on carbon dioxide exchange and leaf elongation reate of *Panicum maximum* var.*trichoglume*. Aust.J.Plant.Physiol., 3 : 401-413.

LUNDKVIST LO (1955) - Wasserüberschuss und Stickstoffmangel als Ursache gewisser Strukturveränderungen bei Mesophyten. Svensk bot.Tidskr.,49:387-418.

LYR H, HOFFMANN G (1967) - Growth rates and growth periodicity of tree roots. Int.Rev.For.Res., 2 : 181-236.

MACKLON AES, WEATHERLEY PE (1965) - Controlled environment studies of the nature and origins of water deficits in plants. New Phytol., 64 : 414-427.

MAERTENS C, CABELGUENNE M (1971) - Influence de l'irrigation sur les modalités d'utilisation de l'eau du sol par différentes cultures annuelles et pluri-annuelles. C.R.Ac.Agric., 57 : 926-937.

MAERTENS C, BLANCHET R, PUECH J (1974) - Influence de différents régimes hydriques sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les cultures. I.Régimes hydriques, systèmes racinaires et modalités d'alimentation en eau. Ann.agron., 25 (4) : 575-586.

MAJERUS ME (1975) - Response of root and shoot growth of three grass species to decreases in soil water potential . J.of Range Managem.,28(6):473-476.

MANNING CE, MILLER DG, TEARE ID (1977) - Effect of moisture stress on leaf anatomy and water-use efficiency of peas. J.Amer.Soc.Hort.Sci., 102 (6) : 756-760.

MARANI A, LEVI D (1973) - Effect of soil moisture during early stages of development on growth and yield of cotton plants. Agr.J.,63:637-641.

MARC J, PALMER JH (1976) - Relationship between water potential and leaf inflorescence initiation in *Helianthus annuus*. Physiol.Plant, 36 : 101-104.

MARTIN EV (1940) - Effect of soil moisture on growth and transpiration in *Helianthus annuus*. Plant Physiol., 15 : 449-466.

MATUSIEWICZ E (1956) - The development and yields of tobacco in various soil moisture conditions. Rocz.Nauk.Rolni., 72 A (3) : 423-433.

MATUSIEWICZ E (1956) - The influence of nitrogen deficiency and excess as depending upon the soil humidity on the development of plants, yields and nicotine content of tobacco. Rocz.Nauk.Rolni., 72A(3):435-448.

MAXIMOV NA (1929) - The plant in relation to water. (trad.YAPP RH). Allen & Unwin, London.

MENOUX-BOYER Y (1980) - Effets et post-effets d'une sécheresse édaphique temporaire modérée sur la croissance du lin : influence des conditions énergétiques. Oecol.Plant., 1 (15) n°1 : 55-69.

MEYER RF, BOYER JS (1972) - Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. Planta, 108 : 77-87.

MILFORD GFL, LAWLOR DW (1975) - Effects of varying air and soil moisture on the water relations and growth of sugar beet. Ann.Appl.Biol., 80 : 93-102.

MILLAR AA, GARDNER WR (1972) - Effect of the soil and plant water potentials on the dry matter production of snap beans. Agr.J., 64 : 559-562.

MILLER MF, DULEY FL (1925) - The effect of a varying moisture supply upon the development and composition of the maize plant at different periods of growth. Res.Bull.Mo.Agric.Exp.Sta., 76 : 1-36.

MILTHORPE FL (1945) - Fibre development of flax in relation to water supply and light intensity. Ann.Bot., 9 : 31-53.

MOLDAU H (1973) - Effect of various water regimes on stomatal and mesophyll conductance of bean leaves. Photosynthetica, 7 : 1-7.

MOONEY HA, BJOERKMAN O, COLLATZ GJ (1977) - Photosynthetic acclimation to temperature and water stress in the desert shrub *Larrea divaricata*. Carnegie Inst.Wash.Yearb., 76 : 328-335.

MORGAN JM (1977) - Differences in osmoregulation between wheat genotypes. Nature (London), 270 : 234-235.

MOTHES K (1928) - Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweissumsatz in höheren Pflanzen. Ber.dtsch.Bot.Ges., 46 : 59-67.

MOUSSEAU M, DUFOUR O (1972) - A propos des feuilles, d'ombre et de lumière d'une même espèce : rôle comparé de l'humidité du sol et de l'éclairement. C.R. série D, 274 : 222.

MUNNS R, BRADY CJ, BARLOW EWR (1979) - Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. Aust.J.Plant Physiol.,6:379-389.

NAHAL I (1980) - Environmental aspects : Impact of irrigation on environment with special reference to the ECWA region. In : Irrigation and agricultural development (ed. JOHL SS), Proc. of Int.Exp.Cons. Bagdad 1979. Pergamon Press, London, pp 85-96.

NEUMANN HH, THURTELL GW, STEVENSON KR, BEADLE CL (1974) - Leaf water content and potential in corn, sorghum, soybean, and sunflower. Can.J.Plant.Sci., 54 : 185-195.

NEWMAN EL (1966) - Relationship between root growth of flax (*Linum usitatissimum*) and soil water potential. New Phytol., 65 : 273-283.

NOY-MEIR I, GINZBURG BZ (1969) - An analysis of the water potential isotherm in plant tissue. II.Comparative studies on leaves of different types. Aust.J.Biol.Sci., 22 : 35 - 52.

ONWUEME JC, SHUBOWALE A (1976) - Studies on the Nigerian edible-seed melon (*Colocynthis citrullus*) : flower sex ratios, effect of moisture stress on flowering ; fruit growth, and effect of pruning on yield. Phyton, 34 (2) : 143-150.

OPPENHEIMER HR (1961) - L'adaptation à la sécheresse : Le xerophytisme, recherche sur la zone aride. Actes du Coll. Madrid, 1961. UNESCO, pp 115-153.

OSMOND CB, BJOERKMAN O, ANDERSON DJ (1980) - Physiological processes in plant ecology; toward a synthesis with atriplex. Ecol.Stud.36, Springer, Berlin.

O'TOOLE JC, OZBUN JL, WALLACE DH (1977) - Photosynthetic response to water stress in *Phaseolus vulgaris*. Physiol.Plant, 40 : 111-114.

PARCEVAUX S de (1964) - Transpiration végétale et production de matière sèche. Essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu. In : L'eau et la production végétale; INRA Paris, pp 63-150.

PEARSALL WH (1927) - Growth studies. VI.On the relative sizes of growth plant organs. Ann.Bot., 41 : 549-556.

PENMAN HL (1956) Evaporation : an introductory survey. Netherl.J.Agr.Sci.,4:9-30.

PETERS DB, RUNKLES JR (1967) - Shoot and root growth as affected by water availability. In : Irrigation of Agricultural Lands (eds. HAGAN RM, HAISE HR, EDMINSTER TW), Amer.Soc.Agron. Madison /Wisc., pp 373-389.

PETINOV NS (1954) - (Problems of the increase of plant productivity by irrigation agriculture). Izv.Akad.Nauk SSSR, Ser.biol., 5 : 3-24 [en russe].

PETINOV NS (1954) - (The physiological indexes of crop water needs in irrigated agriculture - The determination of crop irrigation needs). Vestnik. Akad.Nauk SSSR, pp 53-56 [en russe].

PONTAILLER JY (1979) - La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau, ses relations avec les conditions hydriques stationnelles. Thèse Doct.3ème Cycle, Univ.Paris-Sud, Orsay.

PORTAS CAM, TAYLOR HM (1976) - Growth and survival of young plant roots in dry soil. Soil Sci., 121 : 170-175.

POURRAT Y, HUBAC C (1974) - Comparaison des mécanismes de la résistance à la sécheresse chez deux plantes désertiques *Artemisia herba-alba* Asso et *Carex pachystylis* (J.Gay) Asch. et Graebn. Bull.Soc.Fr.Physiol.vég., 12 : 135-147.

PUECH J (1972) - Etude expérimentale de la disponibilité de l'eau pour les végétaux sur différents types de sols. Thèse Doc.Ing., Univ.Toulouse.

PUZZILLI M (1952) - Pressione osmotica nel genere *Nicotiana* in riferimento alla resistenza alla siccità. Il Tabacco, 56 (633) : 110-122.

PUZZILLI M (1952) - Pressione osmotica nella *Nicotiana tabacum* var.*Virginia Bright* linea Italia (n°7) a diversi trattamenti idrici. Il Tabacco, 56 (634) : 152-155.

RADIN JW (1981) - Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. IV.Leaf senescence during drought and its relation to stomatal closure. Physiol.Plant., 51 : 145-149.

RAWSON HM (1979) - Vertical wilting and photosynthesis, transpiration,and water use efficiency of sunflower leaves. Aust.J.Plant.Physiol.,6:109-120.

REDSHAW AJ, MEIDNER H (1972) - Effects of water stress on the resistance to uptake of CO_2 in tobacco. J.Exp.Bot., 23 : 229-240.

RETTIG H (1929) - Uber den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung und die Gewebedifferenzierung der Pflanzen. Bot.Arch., 25 : 128-172.

RICHARDS LA (1949) - Methods of measuring soil moisture tension. Soil Sci., 68 : 95-112.

RICHARDS LA, WADLEIGH CH (1952) - Soil water and plant growth. In : Soil physical condition and plant growth (ed. SHAW BT), Academic Press N.Y., pp 73-251.

RICHTER H, HALBWACHS G, HOLZNER W (1972) - Saugspannungsmessungen in der Krone eines Mammutbaumes (*Sequoiadendron giganteum*). Flora, 161:401-420

ROBELIN M, COLLIER D (1958) - Evapotranspiration et rendements culturaux. C.R. Acad.Sci., 247 : 1774-1776.

ROBELIN M (1962) - Evapotranspiration réelle de différents couverts végétaux bien alimentés en eau et évapotranspiration potentielle. Détermination expérimentale. Ann.Agro., 13 : 493-522.

ROBELIN M, MINGEAU M (1970) - Alimentation en eau et croissance de la betterave sucrière. Rev.Inst.Int.Rech.Betterave, 5 (2) : 71-86.

SAFFAF AY (1980) - Selection of appropriate irrigation methods for semi-arid regions. In : Arid zone irrigation systems : Irrigation and agricultural development (ed. JOHL SS), part III, Proc. of Int.Exp.Cons. Baghdad 1979; Pergamon Press, London, pp 117-129.

SALIM H, TODD W, SCHLEHUBER AM (1965) - Root development of wheat, oats and barley under conditions of soil moisture stress. Agron.J.,57:603-607.

SALTER PJ (1954) - The effects of different water regimes on the growth of plants under glass. J.hort.Sci., 29 : 258-268.

SALTER PJ, GOODE JE (1967) - Crop responses to water at different stages of growth. East Malling, Maidstone /Kent, Commonw.Bur.Hortic.and Plant. crops.

SANCHEZ-DIAZ MF, KRAMER PJ (1971) - Behaviour of corn and sorghum under water stress and during recovery. Plant Physiol., 48 : 613 - 616.

SANKARY MN, BARBOUR MG (1972) - Autecology of *Atriplex polycarpa* from California. Ecology, 53 : 1155-1162.

SATOO T (1956) - Drought resistance of some conifers at the first summer after their emergence. Bull.Tokyo Univ.For. n° 51.

SCHNEIDER GW, CHILDERS NF (1941) - Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of apple leaves. Plant Physiol., 16 : 565 - 583.

SCHOLANDER PF, HAMMEL HT, HEMMINGSEN EA, BRADSTREET ED (1964) - Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proc.nat.Acad.Sci.USA, 52 : 119-125.

SCHOLANDER PF, HAMMEL HT, BRADSTREET ED, HEMMINGSEN EA (1965) - Sap pressure in vascular plants. Science, 148 : 339-346.

SCHOLANDER PF, BRADSTREET ED, HAMMEL HT, HEMMINGSEN EA (1966) - Sap concentration in halophytes and other plants. Plant Physiol.,41:529-532.

SEMAAN A (1979) - Contribution à l'étude de la réhumectation de plantes entières. Thèse Doct.3ème Cycle, Univ.Paris-Sud, Orsay.

SEPASKHAH AR, BOERSMA L (1979) - Shoot and root growth of wheat seedlings exposed to several levels of matric potential and Nacl included osmotic potential in soil water. Agron.J., 71 : 746-752.

SHANK DB (1945) - Effets of phosphorus, nitrogen and soil moisture on top-root ratios of inbred, and hybrid maize. J.Agr.Res., 70 : 365-377.

SIMONIS W (1947) - CO_2 - Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. Planta, 35 : 188-224.

SINGH TN, ASPENALL D, PALEY LD (1972) - Proline accumulations and varietal adaptability to drought in barley : a potential metabolic measure of drought resistance. Nature New Biol., 236 : 188-189.

SLATYER RO (1957) - The influence of progressive increases in total soil moisture stress on transpiration, growth, and internal water relationships of plants. Aust.J.Biol.Sci., 10 : 320-336.

SLATYER RO (1957) - The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. Bot.Rev., 23 : 585-636.

SLATYER RO (1960) - Aspects of the tissue water relationships of an important arid zone species (*Acacia aneura* F.Muell.) in comparison with two mesophytes. Bull.Res.Coun., 8D : 159-168.

SLATYER RO, BIERHUIZEN JF (1964) - The influence of several transpiration suppressants on transpiration, photosynthesis, and water use efficiency of cotton leaves. Aust.J.biol.Sci., 17 : 131-146.

SLATYER RO (1967) - Plant-water relationships. Academic Press N.Y.

SLATYER RO (1973) - The effect of internal water status on plant growth, development and yield. In : Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala symp. 1970 (Ecologie and conservation, 5), UNESCO, pp 171-199.

SLAVIK B (1974) - Methods of studying plant water relations. Ecol.Stud.9, Springer, Berlin.

SMITH TJ (1942) - Response of biennial sweet clover to moisture, temperature, and length of day. J.Amer.Soc.,Agron., 34 : 865-876.

SORAUER H (1873) - Einfluss der Wasserzufuhr auf die Ausbildung der Gerstenpflanze. Bot.Z., 31 : 145 et 599.

STEVENSON KR, SHAW RH (1971) - Effects of leaf orientation on leaf resistance to water vapor diffusion in soybean leaves. Agron.J., 63 : 327-329.

STEWART JJ (1980) - Irrigation efficiency and optimal water use : Planning and managing irrigation projects for optimal water use efficiency. In : Irrigation and agricultural development, part IV. Proc. of Int.Exp.Cons. Baghdad 1979. Pergamon Press London, pp 147-160.

STOCKER O (1928) - Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Bot.Abhandlg., 14 : 1-200.

STOCKER O (1929) - Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, 7 : 382-387.

STOCKER O (1961) - Les effets morphologiques et physiologiques du manque d'eau sur les plantes. In : Recherches sur la zone aride. XV.Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semi-aride. UNESCO, pp 69-113.

STODDARD LA (1935) - Osmotic pressure and water content of prairie plants. Plant Physiol., 10 : 661-680.

STOKER R, WEATHERLEY PE (1971) - The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. New Phytol., 70 : 547-554.

STOUT DG, SIMPSON GM (1978) - Drought resistance of *Sorghum bicolor*. I.Drought avoidance mechanisms to leaf water status. Can.J.Plant Sci.,58:213-224.

SULLIVAN CY (1972) - Mechanisms of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. In : Sorghum in the Seventies (eds. RAO NGP, HOUSE LR). IBH Publishing, N.Delhi, pp 247-264.

TAN CS, CORNELISSE A, BUTTERY BR (1981) - Transpiration, stomatal conductance, and photosynthesis of tomato plants with various proportions of root system supplied with water. J.Amer.Soc.Hort.Sci., 106 (2) : 147-151.

TINKLIN R, WEATHERLEY PE (1966) - On the relationship between transpiration rate and leaf water potential. New Phytol., 65 : 509-517.

TOLLENAAR D (1930) - Onderzoekingen over de ontwikkeling van het wortelstelsel van Tabak onder verschillende omstandigheden. Meded. Proefsta.Vorstenl.Tabak, 65 : 1-47.

TOMAR VS, GHILDYAL BP (1973) - Short note on the "wilting phenomenon in crop plants". Agr.J., 65 : 514-515.

TOTSUKA T, MONSI M (1960) - Effect of water economy on plant growth. 2° An analysis of water economy of water-cultured tobacco plant. Bot.Mag.Tokyo, 73 : 14-21.

TROUGHTON A (1956) - Studies on the growth of young grass plants with special reference to the relationship between the shoot and root systems. J.Brit.Grassland Soc., 11 : 56-65.

TROUGHTON JH, SLATYER RO (1969) - Plant water status, leaf temperature and calculated mesophyll resistance to carbon dioxide of cotton leaves. Aust.J.Biol.Sci., 22 : 815-837.

TRUMBLE HC (1932) - Preliminary investigations on the cultivation of indigenous saltbushes (*Atriplex spp.*) in an area of winter rainfall and summer drought. J.Counc.Sci.Ind.Res., 5 : 152-161.

TURNER NC, BEGG JE (1973) - Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. I.At high soil water potential. Pl.Physiol., 51 : 31-36.

TURNER NC (1974) - Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. II.At low soil water potential. Pl.Physiol., 53 : 360-365.

TURNER NC (1979) - Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In : Stress physiology of crop plants (eds. MUSSELL CH, STAPLES RC); Wiley Interscience, N.Y., pp 343-372.

TURNER NC, JONES MM (1980) - Turgor maintenance by osmotic adjustment : a review and evaluation. In : Adaptation of plants to water and high temperature stress (eds. TURNER NC, KRAMER PJ). Wiley N.Y., pp 87-104.

TURNER TW (1922) - Studies of the mechanism of the physiological effects of certain mineral salts in altering the ratio of top growth to root growth in seed plants. Amer.J.Bot., 9 : 415-445.

TYREE MT, CHEUNG YNS, MacGREGOR ME, TALBOT AJB (1978) - The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer, Populus, Tsuga* and *Picea*. Can.J.of Bot., 56 : 635-647.

UNESCO (1975) - Report of an expert panel on MAB Project 4 : Impact of human activities on the dynamics of arid and semi-arid zone ecosystems, with particular attention to the effects of irrigation. MAB Report Series n° 29, UNESCO, Paris.

VACLAVIK J (1967) - Growth response to different constant soil moisture level in maize (*Zea mays* L.) during the vegetative phase. Biol.Plant., 9 : 462-472.

VARTANIAN N (1967) - Influence des facteurs hydriques du milieu sur la croissance racinaire. C.R.Acad.Sci., 265 : 216-219.

VARTANIAN N, VIEIRA DA SILVA JB (1968) - Evolution du potentiel hydrique dans la plante en relation avec le potentiel du sol et l'humidité atmosphérique. C.R.Acad.Sci., 266 : 2341-2344.

VARTANIAN N (1969) - Relation entre la croissance racinaire et le potentiel hydrique dans la racine du *Sinapis alba*. C.R.Acad.Sci.,268:3050-3052.

VARTANIAN N (1971) - Action morphogénétique du facteur hydrique sur le système racinaire du *Sinapis alba* L. I.Rhizogenèse et potentiel hydrique racinaire. Rev.Gén.Bot., 78 : 19-29.

VARTANIAN N (1972) - Action morphogénétique du facteur hydrique sur le système racinaire du *Sinapis alba* L. II.Etude histocytologique des ébauches racinaires produites par la sécheresse. Rev.Gén.Bot., 79 : 139-165.

VARTANIAN N (1973) - Particularités adaptatives de la Moutarde blanche,*Sinapis alba* L., à la sécheresse. In : Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes Coll.Uppsala 1970 (Ecologie et conservation 5), UNESCO, pp 277-286.

VARTANIAN N (1977) - Influence des facteurs hydriques de l'environnement sur le système racinaire : aspects morphologiques, histologiques et écophysiologiques. Thèse Doct.d'Etat, Univ.Paris-Sud, Orsay.

VARTANIAN N (1978) - Potentialité adaptative du système racinaire à la sécheresse. Bull.Soc.Ecophysiol., 3 (1) - 46-47.

VARTANIAN N (1981) - Some aspects of structural and functional modifications induced by drought in root systems.Plant and Soil, 63 : 83-92.

VARTANIAN N, WERTHEIMER D, COURDERC H (1982) - Scanning electron microscopie aspects of short tuberized roots, with special reference to cell rhizodermis evolution under drought and rehydration. Plant, Cell and Environment, vol. 6,1.

VEIHMEYER FJ, HENDRICKSON AH (1927) - Soil moisture conditions in relation to plant growth. Plant Physiol., 2 : 71-82.

VIEIRA DA SILVA JB (1956) - Some physiological aspects of plant and soil water relationships. Revista Biol., 1 : 1-20.

VIEIRA DA SILVA JB (1968) - Influence du potentiel osmotique de la solution nutritive sur la teneur en glucides solubles et amidon de trois espèces de *Gossypium*. C.R.Acad.Sci., 267 : 1289-1292.

VIEIRA DE SILVA JB (1970) - Recherches sur diverses manifestations de la résistance à la sécheresse chez les cotonniers. Thèse Doct.d'Etat, Univ. Paris-Sud, Orsay.

VIEIRA DA SILVA JB (1973) - Influence de la sécheresse sur la photosynthèse et la croissance du cotonnier. In : Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes Coll.Uppsala 1970 (Ecologie et conservation, 5); UNESCO, pp 213-218.

VIEIRA DA SILVA JB (1980) - Water stress and plant productivity. II.Congress of FESPP, Santiago de Compostela, C.R., pp 22-23.

VILLEMIN P (1981) - Utilisation des méthodes de mesure neutronique et tensiométrique pour la conduite de l'irrigation au goutte à goutte. Thèse Doct.Ing., Inst.Nat.Polyt., Toulouse.

WADLEIGH CH, GAUCH HG (1948) - Rate of leaf elongation as affected by the intensity of the total soil moisture stress. Pl.Physiol., 23:485-495.

WALTER H (1931) - Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung (Untersuchungen über den osmotischen Wert). Fischer Jena.

WALTER H (1963) - The water supply of desert plant. In : The water relations of plants (eds. RUTTER AJ, WHITEHEAD FH), 3rd Symp.Brit.Ecol.Soc. London 1961. Blackwell London, pp 199-205.

WALTER H, STADELMANN E (1974) - A new approach to the water relations of desert plants. In : Desert biology (ed. BROWN GW). Academic Press N.Y., 2 : 213-309.

WANGERMANN E (1961) - The effect of water supply and humidity on growth and development. In : Encyclopedia of Plant Physiology, vol.16 (ed. RUHLAND W). Springer, Berlin.

WEATHERLEY PE (1947) - Note on the diurnal fluctuations in water content in floating leaf discs. New Phytol., 46 : 276-278.

WEATHERLEY PE (1950) - Studies in the water relations of the cotton plant. I.The field measurement of water deficits in leaves. New Phytol., 49 : 81-97.

WEATHERLEY PE (1951) - Studies in the water relations of the cotton plant. II.Diurnal and seasonal variations in relative turgidity. New Phytol., 50 : 36-51.

WEATHERLEY PE, SLATYER RO (1957) - The relationships between relative turgidity and diffusion pressure deficit in leaves. Nature, 179:1085-1086.

WEATHERLEY PE (1970) - Some aspects of water relations. Advances in botanical research. Academic Press N.Y., 3 : 171-206.

WEAVER JE (1925) - Investigations of root habits of plants. Amer.J.Bot., 12 : 502-509.

WHITE G (report of joint working party) (1977) - The main effets and problems of irrigation. In : Arid land irrigation in developing countries : environmental problems and effects (ed. WORTHINGTON EB), Proc.of Int.Symp.Alexandria 1976. Pergamon Press, pp 1-72.

WILLIAMS RF, SHAPTER RE (1955) - A comparative study of growth and nutrition in barley and rye as affected by low-water treatment. Aust.J.biol.Sci., 8 : 435-466.

WILSON JR, LUDLOW MM, FISHER MJ, SCHULZE ED (1980) - Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. Aust.J.Plant Physiol., 7 : 207-220.

WOOLHOUSE HW (1967) - The nature of senescence in plants. Aspects of the Biology of Ageing, Cambridge Univ.Press, pp 179-213.

YEN CP, PHAM CH, COX GS, GARRETTE HE (1978) - Soil depth and root development patterns of Missouri 'black' walnut and certain Taiwan hardwoods. In : Root form of planted trees ; Symp.Proc. (eds.FERDEN EV, KINGHORN JM). British Columbia Ministry of Forests /Can.For.Ser. Joint Report 8, pp 36-43.

R E S U M E

Cette thèse étudie la réponse du *Sinapis alba* L. (Crucifères) aux rythmes d'irrigation déterminés dans différents niveaux nutritifs en conditions expérimentales contrôlées (le Phytotron de Gif-sur-Yvette).

Dans toutes les conditions nutritives, les plantes montrent une certaine adaptation qui leur permet de faire face au stress hydrique survenant entre deux irrigations successives. Ceci est démontré par une rythmicité dans la réponse des plantes (à la fois aux niveaux morphologique et hydrique), déterminée par les rythmes d'irrigation imposés.

D'autre part, l'apport nutritif compense le manque d'eau : Les plantes fréquemment irriguées (tous les 2 jours) sans apport nutritif, montrent une croissance (la biomasse aérienne par exemple) inférieure à celle des plantes recevant un apport nutritif important, même peu irriguées (tous les 8 jours).

Mots clés : Crucifères - rythmes d'irrigation - conditions nutritives - stress hydrique.